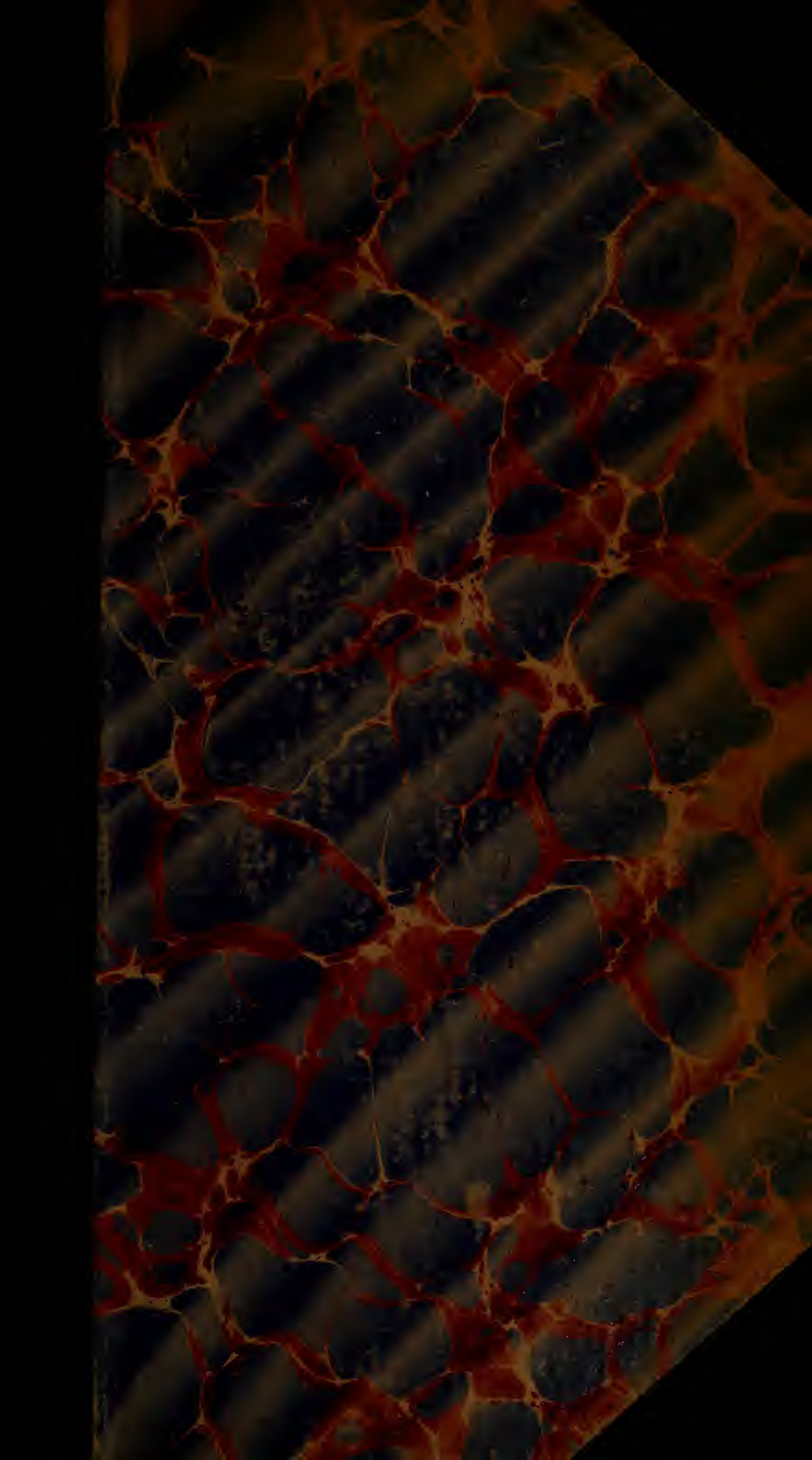
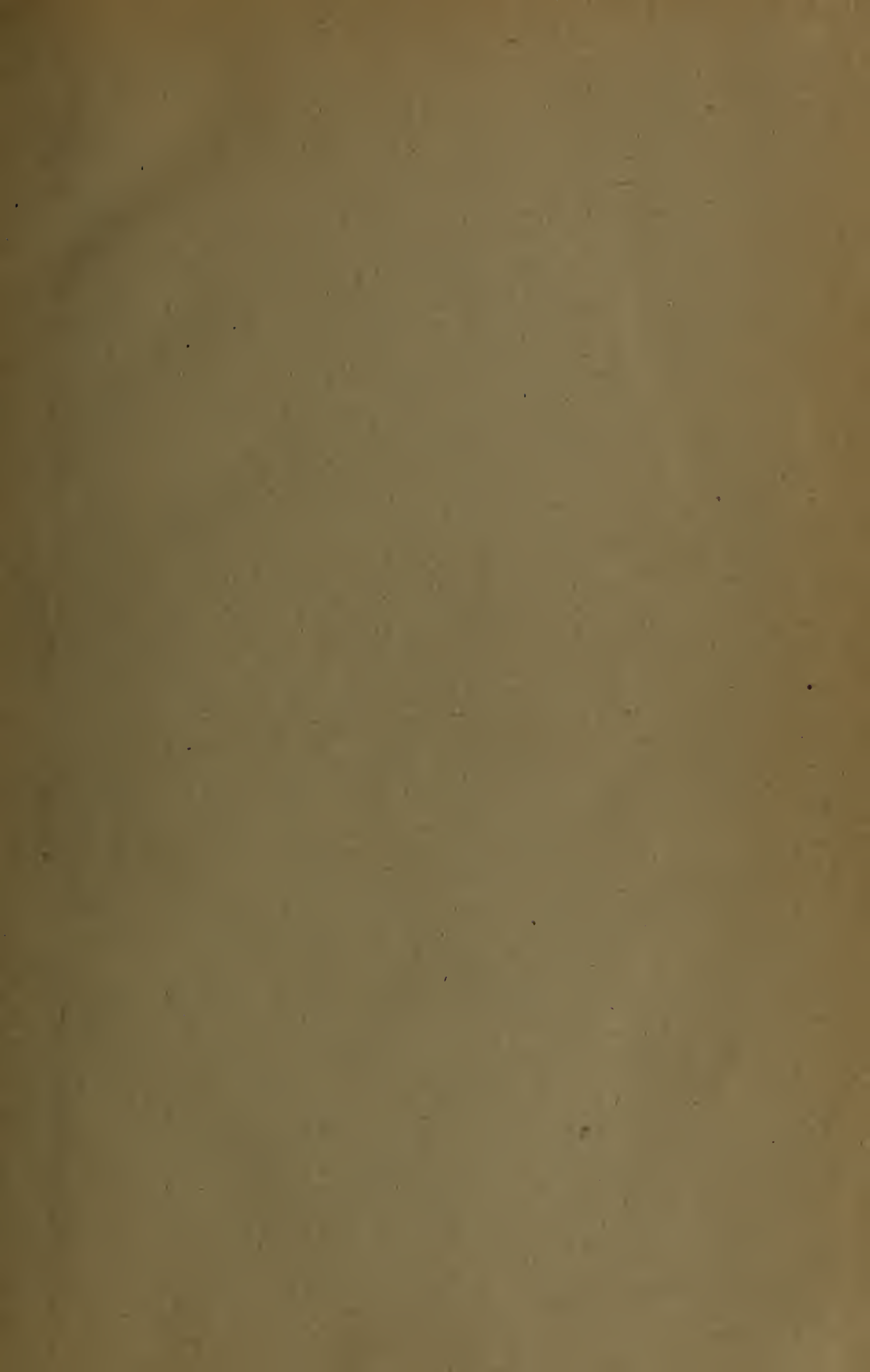
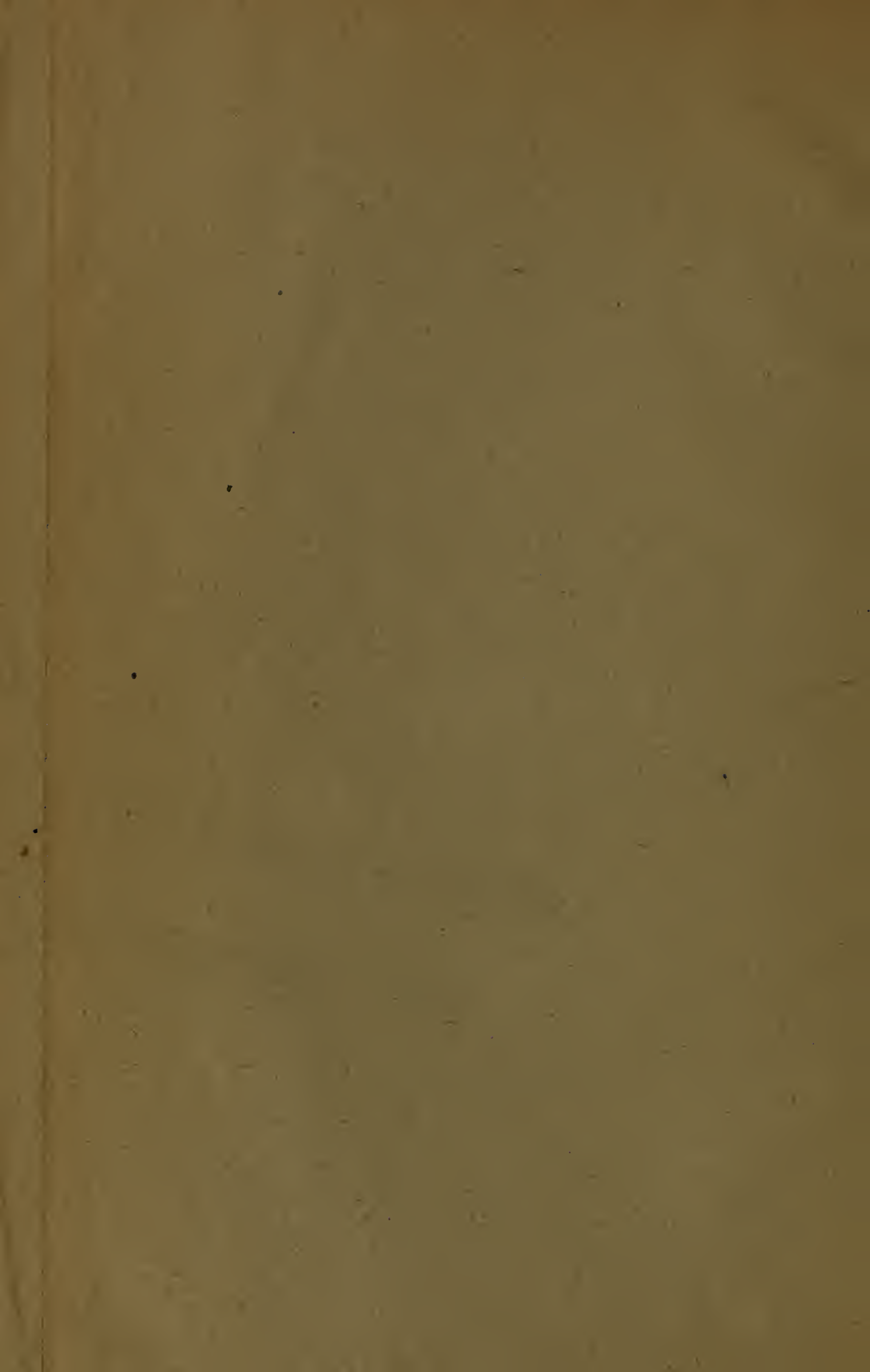






ZUR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE

DER

RETINA

VON

MAX SCHULTZE,
PROFESSOR DER ANATOMIE UND DIRECTOR DES ANATOMISCHEN INSTITUTS IN BONN.

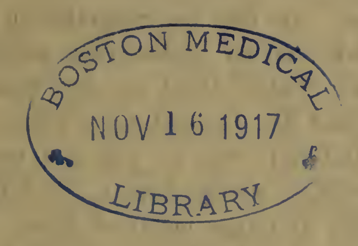
MIT 8 ZUM THEIL COLORIRTEN TAFELN.

BONN,
VERLAG VON MAX COHEN & SOHN.
1866.

Separatabdruck aus dem Archiv für Mikroskopische Anatomie II. Band.

Inhaltsverzeichniss.





Die Untersuchungen, welche ich im Nachfolgenden mitzutheilen gedenke, beziehen sich wesentlich auf den Unterschied zwischen den beiden verschiedenen Elementen der percipirenden Schicht der Retina, den Stäbchen und Zapfen. Nicht die Verschiedenheiten der Form, die der Hauptsache nach bekannt sind, erschienen mir dabei als das Wichtigste, vielmehr war es die ungleiche Art des Zusammenhanges mit den angränzenden Schichten der Netzhaut, auf deren Untersuchung ich den meisten Werth legen zu müssen glaubte, um auf diesem Wege Anhaltspunkte zur Beurtheilung der physiologischen Unterschiede von beiderlei Elementen zu gewinnen. Denn dass solche vorhanden sein müssen, kann Niemand bezweifeln, der auf die ungleiche Vertheilung beider Elemente in der Retina des Menschen achtet, an deren empfindlichster Stelle sich bekanntlich nur Zapfen vorfinden, während sonst die Stäbchen an Zahl überwiegen. Aber dies Verhältniss ist bisher ebenso unerklärt wie die merkwürdige Thatsache, dass in der Retina mancher Thiere nur Stäbchen (Rochen und Haie), in der anderer nur Zapfen (Schlangen und Eidechsen) vorkommen. So verstand es sich von selbst, dass ich einerseits als Untersuchungsobject die menschliche Netzhaut in ihren verschiedenen Regionen, namentlich auch die macula lutea mit der fovea centralis zu wählen, andrerseits alle möglichen Verschiedenheiten im Baue der Netzhaut der Thiere aufzusuchen hatte.

Um kein Mittel unversucht zu lassen, den Differenzen zwischen Stäbchen und Zapfen auf die Spur zu kommen, unternahm ich ferner das Studium der Entwickelungsgeschichte der Retina, namentlich der Stäbchen- und Zapfenschicht, und zwar wählte ich das Hühnchen, um, wie dies bei Säugethieren nicht zu erreichen gewesen wäre, Lücken in der Beobachtung möglichst zu vermeiden. Dieser Theil meiner Studien datirt aus dem Sommer 1862.

Die Schwierigkeit des Gegenstandes bringt es mit sich, dass ein ansehnliches Material, wie es von mir benutzt wurde, nicht in kurzer Zeit bewältigt werden konnte. So fallen denn meine Untersuchungen in den Zeitraum mehrerer Jahre. Dieselben schliessen sich unmittelbar an das Erscheinen meiner kurzen Abhandlung: Observationes de retinae structura penitiori (Bonn 1859) an. Sie wurden oft durch andere Arbeiten unterbrochen und konnten zur Zeit nicht immer der Wichtigkeit des gerade vorliegenden Materiales entsprechend zu Ende geführt werden. Ich habe desshalb Veranlassung genug, die geneigten Leser wegen vieler Mängel nachstehender Arbeit um Nachsicht zu bitten.

I. Die Zapfen und Stäbchen der Retina nebst den äusseren Körnern.

Bekanntlich hat die Entdeckung der Radialfasern der Retina durch H. Müller [1]) und die Reihe scharfsinniger Deductionen, welche Kölliker [2]) und H. Müller [3]) an diesen Fund knüpften, der Ansicht, dass die Stäbchen und Zapfen die letzten Enden der Fasern des nervus opticus darstellen, und somit die eigentlich percipirenden Elemente der Netzhaut sind, schnellen und allgemeinen Eingang verschafft. In der That erlauben die anatomischen Verhältnisse der

1) Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. III, 1851, p. 234.

2) Zur Anatomie und Physiologie der Retina in den Verhandl. der phys. med. Ges. in Würzburg v. 3. Juli 1852. Bd. III p. 316. Mikroskopische Anatomie Bd. II. 1864 p. 690 ff.

3) Ebenda p. 336 und Bd. V, 1855 p. 411, endlich besonders Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. VIII. 1857, p. 97. Diese letzte Hauptarbeit des leider so früh geschiedenen Heinrich Müller, welche ich im Folgenden häufiger zu citiren habe, soll der Kürze wegen immer mit „VIII" angeführt werden.

Retina keine andere Erklärung für das Zustandekommen des Sehactes. Es bedarf einer gewissen Summe empfindlicher Punkte in der Fläche, auf welche die brechenden Medien des Auges das reelle deutliche Bild der ausserhalb befindlichen Gegenstände werfen. Je grösser die Zahl dieser empfindlichen Punkte im gegebenen Raume ist, um so detaillirter wird das kleine Bild im Auge zur Perception gelangen. Welche Anordnung wäre zu diesem Zwecke geeigneter auszudenken als die der Elemente der Stäbchen- und Zapfenschicht, deren natürliche Enden ein Mosaik von kleinen, dicht nebeneinander liegenden Kreisen darstellen, ein jeder ein selbständig empfindender Ort im Raum, klein genug um ungefähr die Schärfe des Sehens, wie sie beim Menschen beobachtet wird, zu erklären. Wir haben hinreichenden Grund zu der Annahme, dass jede Sinneswahrnehmung in erster Instanz durch die Nervenenden zu Stande komme. Dass in der Opticusschicht der Retina, welche zunächst vom Licht bestrahlt wird, solche Nervenenden nicht existiren, kann als zweifellos gelten. Man musste also bis zur Ganglienzellenschicht vorschreiten. Diese bietet aber in ihrer Anordnung keine Anhaltspunkte für eine Theorie des Sehens. Es blieb nichts übrig als ihre Elemente nur als Durchgangspunkte für die Nervenfasern zu betrachten. Da entdeckte H. Müller die Radialfasern in der Retina, welche von den Opticusfasern bis in die unmittelbare Nähe der Stäbchen- und Zapfenschicht oder in diese selbst hineinreichen. Der Weg, durch welchen die Stäbchen und Zapfen als Nervenendapparate eingeführt werden konnten, war vorgezeichnet, und sofort fanden sich schlagende Gründe, dass nur sie es sein könnten, durch welche das Bild im Auge zur Perception gelange. Unter allen der überzeugendste dürfte in der von H. Müller gegebenen Theorie des bekannten Purkinje'schen Aderversuches liegen [1]). Da sich die Blutgefässe bis an die Zwischenkörnerschicht erstrecken, so bleiben zur Perception ihres Schattenbildes nur die äusseren Körner mit den Stäbchen und Zapfen zur Auswahl übrig. Dass letztere mit den äusseren Körnern in continuo stehen, wies H. Müller nach. Somit mussten die Stäbchen oder Zapfen oder beide zusammen die Nervenenden sein.

Der anatomische Beweis stellte sich schwieriger heraus als anfänglich gedacht worden. Es zeigte sich bei genauerer Untersuchung

---

1) Verhandl. der phys. med. Ges. zu Würzburg Bd. V, 1855, p. 411.

der Radialfasern, dass ein grosser Theil derselben oder, wie man sich auch zu helfen suchte, eine gewisse Strecke derselben nicht als Nervenfaser angesprochen werden durfte [1]). Gerade die offenbar am leichtesten erkennbaren Radialfasern boten Eigenthümlichkeiten ihres Baues und ihres Zusammenhanges, welche es unmöglich machten, sie als Nervenfasern aufrecht zu erhalten. Ihre dreieckigen oder besser platt kegelförmigen Anschwellungen an der membrana limitans interna hielt bald Niemand mehr für nervös, aber dieselben Fasern sah man bis in die innere und selbst äussere Körnerschicht hineinreichen, in der sie pinselförmig ausstrahlend mit den äusseren Körnern und durch sie mit den Stäbchen sich in Verbindung zu setzen schienen. So konnte denn die Reaction nicht ausbleiben, welche durch die Dorpater Schule repräsentirt wurde, von welcher wir unter der Anführung Bidders eine Reihe bekannter Arbeiten über die bindegewebige Grundlage der Centralorgane des Nervensystems und der Retina erhalten haben. Freilich wurde das Kind mit dem Bade ausgeschüttet, wenn Blessig [2]) wieder allein den Fasern der Opticusschicht der Retina die Bedeutung nervöser Elemente vindiciren wollte, alle anderen Theile dieser Haut aber als eine besondere Formation der Bindesubstanz ansprach. Die durch H. Müller und Kölliker begründete Theorie des Sehens vermittelst der Stäbchen und Zapfen war zu fest gestützt, als dass Blessig's extreme Ansichten Beifall finden konnten, die nebenbei auch vom rein histiologischen Standpunkte aus nicht zu rechtfertigen waren. Die Sache stand einfach so. In der Stäbchen- und Zapfenschicht liegen die percipirenden Nervenenden, daran ist nicht zu rütteln; da hier ausser den Stäbchen und Zapfen keine sichtbaren Elemente vorkommen, müssen diese selbst, entweder nur die eine Art derselben oder beide, die Nervenenden sein. An radialen Fasern, welche von den Stäbchen und Zapfen ausgehen, fehlt es nicht. Aber diese sind nur auf sehr kurze Strecken isolirt zu verfolgen. Dann scheinen sie sich mit den dickern radialen Fasern zu verbinden, welche in der membrana limitans interna endigen. Diese können aber mit ihren kegelförmigen, zur limitans sich verbreiternden Enden keine Nervenfasern sein.

---

1) H. Müller in den Verhandl. der phys. med. Ges. zu Würzburg 1853. Bd. IV p. 96 und l. c. Bd. VIII p. 99.

2) De retinae textura disquisitiones microscopicae Dorpati 1855.

Bei diesem Zustande konnte man sich nicht beruhigen. Jeder weitere Fortschritt in der Kenntniss der Retina zeigte sich abhängig von dem Gelingen einer scharfen histiologischen Sonderung der bindegewebigen und der nervösen Radialfasern. Der so gestellten Aufgabe unterzog ich mich und gab von meinen Untersuchungen einen Bericht in den observationes de retinae structura Bonn 1859. Mit Hülfe neuer Macerationsmethoden, namentlich der von mir zuerst eingeführten Benutzung der bis auf $^1/_{50}$ % verdünnten Chromsäurelösungen [1]) und stärkerer als bisher gebräuchlicher Vergrösserungen, welche unumgänglich nothwendig sind, wies ich nach, dass die von den Stäbchen ausgehenden radialen Fasern das Ansehen der feinsten marklosen Nervenfasern besitzen, während die dickeren Radialfasern, deren Limitans-Ende längst nicht mehr als Nervenfaser galt, in ihrer ganzen Länge Eigenthümlichkeiten ihres Baues darbieten, welche sie von den Nervenfasern scharf scheiden. Neben den letzteren, den radialen Stützfasern, konnte ich in allen Schichten der Retina die gesondert verlaufenden Nervenfasern demonstriren. Wenn es aber bei den radialen Stützfasern ein Leichtes ist, einzelne durch die ganze Dicke der Retina von der limitans externa bis zur interna zu isoliren, so stehen einer solchen Präparation für die radialen Nervenfasern unüberwindliche Hindernisse entgegen. Die leichte Zerstörbarkeit derselben wäre durch passende Erhärtungs- und Macerationsmittel vielleicht zu überwinden. Ich überzeugte mich aber bald, dass die Nervenfasern keinen streng radialen Verlauf durch die ganze Dicke der Retina einhalten. Denn es gelang mir nie, eine von dem Stäbchenkorn innerhalb der äussern Körnerschicht ausgehende Faser weiter als bis zur Zwischenkörnerschicht, oder eine Nervenfaser der inneren Körnerschicht durch die moleculäre in die Ganglienzellenschicht zu verfolgen. Der Grund davon liegt in dem manche Retinaschichten charakterisirenden verworrenen Verlauf der Nervenfasern unter innigen Verbindungen dieser letzteren mit einem feinspongiösen Bindegewebe, aus welchem sie nie auf längere Strecken isolirt werden können. Hier galt es die Untersuchungen weiter zu führen. Aber noch ein anderer sehr wichtiger Punkt hatte in meiner Arbeit unerledigt bleiben müssen. Was für die Stäbchenfasern sicher erreicht war, der Beweis ihrer nervösen Natur, war bei den Zapfenfasern unerreicht geblieben. Die Un-

1) Vgl. Monatsbericht der Berliner Academie der Wissenschaften 1856 p. 511.

tersuchung hier von Neuem aufzunehmen bot um so mehr Reiz, als von vorneherein ein wesentlicher funktioneller Unterschied zwischen Zapfen und Stäbchen für wahrscheinlich gehalten werden musste, und bereits Andeutungen bekannt geworden waren, dass die von den Zapfen ausgehenden Fasern von den entschieden nervösen Stäbchenfasern wenigstens in ihrer Dicke abweichen. Es handelt sich dabei um solche Unterschiede, dass ich längere Zeit dazu neigte, die Zapfenfasern vieler Thiere und die der peripherischen Theile der menschlichen Retina für bindegewebige Stützfasern der äusseren Körnerschicht zu halten. Diese Fasern enden nämlich, wie schon H. Müller z. B. bei Fischen abbildet und wie Fig. 10 auf Tafel IV nach einer von mir schon im Jahre 1860 gefertigten stark vergrösserten Zeichnung von der Retina des Barsches (perca fluviatilis) darstellt, mit kegelförmigen Anschwellungen an der Zwischenkörnerschicht. Von dieser Stelle sah ich feine Fäserchen ausgehen, welche sich in das bindegewebige Netzwerk der letztgenannten Schicht zu verlieren und mit ihm in einem Zusammenhang zu stehen schienen, etwa wie die radialen Stützfasern mit der limitans interna. Dies veranlasste mich, vorläufig an der nervösen Natur der Zapfenfasern zu zweifeln[1]). Bei diesen Betrachtungen liess ich die wie verschmälerte Zapfen aussehenden empfindlichen Elemente der fovea centralis der menschlichen Retina ausser Acht, da mir eine Isolirung der von ihnen ausgehenden Fasern nicht gelingen wollte, an ihrer nervösen Natur aber nicht gezweifelt werden durfte, insofern sie an der betreffenden Stelle die einzigen Elemente in der percipirenden Schicht der Netzhaut sind. Somit stand über den Unterschied von Stäbchen und Zapfen nur so viel fest, dass die von ihnen ausgehenden, die äussere Körnerschicht durchsetzenden Fasern in ihrer Dicke sehr verschieden seien, während jeder Versuch, der funktionellen Verschiedenheit von beiderlei Retinalgebilden auf die Spur zu kommen, vorläufig aufgegeben werden musste, da nicht einmal mit Sicherheit festzustellen war, ob die Zapfen der peripherischen Theile der Retina zu identificiren seien mit den sicher nervösen Zapfen der fovea centralis. Unter diesen Umständen musste es vor allen Dingen versucht werden, die von den Zapfen ausgehenden Fasern in der macula lutea und fovea centralis des menschlichen Auges genauer kennen zu lernen. Längere Zeit hindurch verarbeitete ich hierauf

---

1) Reichert und du Bois Reymond's Archiv etc. 1861, p. 785.

das mir von mehreren Seiten freundlichst überwiesene Material [1]) ohne erwünschten Erfolg. Die Augen stammten entweder von relativ früh zur Section gekommenen Leichen oder waren wegen Erkrankungen im Leben exstirpirt; diese freilich alle mit mehr oder weniger erkrankter Retina. Als Macerations- und Erhärtungsflüssigkeiten bediente ich mich vorzugsweise der sehr dünnen Chromsäurelösungen und der Müller'schen Mischung von kali bichromicum und kali sulphuricum. Aber weder die besten Schnittpräparate durch die fovea centralis noch Zerzupfungen unter der Lupe führten zu genügenden Isolirungen. Nur das unter den obwaltenden Umständen immerhin schon wichtige Resultat liess sich feststellen, dass die äusseren Körner, welche sich gewöhnlich, wie schon H. Müller fand, scharf in Stäbchen und Zapfenkörner unterscheiden lassen, nicht nur an der macula lutea, sondern auch in der fovea centralis alle die Form echter Zapfenkörner haben. Es konnte daraus mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, dass eine wesentliche Verschiedenheit in der Natur der Zapfen der fovea centralis und der peripherischen Theile der Retina nicht bestehe, dass vielmehr die Verschmächtigung derselben den vielleicht einzigen Unterschied darstelle. Bezügliche Präparate aus einer etwa 8 Tage in Müller'scher Flüssigkeit aufbewahrten, daher noch ziemlich weichen und zum Zerzupfen geeigneten Retina des Menschen habe ich in Fig. 9—12 auf Taf. III abgebildet, von denen Fig. 9 der Umgebung der macula lutea, Fig. 12 dem Rande der fovea centralis entnommen ist; a bezeichnet überall die limitans externa, unter welcher in Fig. 9 und 10 ausser den Zapfenkörnern auch Stäbchenkörner, freilich nicht mehr in Verbindung mit den Stäbchen, zu sehen sind, während Fig. 11 und 12, wie sie über der limitans externa nur Zapfen zeigen, unter derselben auch nur Zapfenkörner darbieten. Die ausserordentlich langen Zapfenfasern waren aber durch das Erhärtungsmittel derart unter einander verklebt, dass sich gar kein Urtheil über ihre natürliche Beschaffenheit gewinnen liess. Auffallender Weise bot die macula lutea, von welcher die Zeichnungen entnommen sind, eine Abweichung vom Gewöhnlichen insofern dar, als die schiefe Faserung der äusseren

---

1) Zu besonderem Dank bin ich verpflichtet den Herr Dr. Saemisch, Obernier und Iwanoff zu Bonn, Dr. Mooren zu Düsseldorf, Dr. Max Müller in Cöln.

Körnerschicht, welche sonst an der macula lutea vorkommt, und von der unten ausführlicher die Rede sein wird, hier fehlte. Das Auge, dem die Retina entstammte, war von Dr. Saemisch hierselbst wegen intercalarem Staphylom exstirpirt worden, zeigte eine tiefe Excavation der Eintrittsstelle des Sehnerven und demnach wie gewöhnlich Atrophie der Opticusschicht und Ganglienzellen. Die Stäbchen und Zapfen waren am Orte des directen Sehens von normalem Aussehen, nach der Peripherie aber in ihren an die limitans externa stossenden körnigen inneren Hälften pathologisch verändert, geschrumpft und zur Ablösung geneigt. Die Resultate waren aber auch an anderen in Müller'scher Flüssigkeit conservirten Augen, an denen die schiefe Faserung deutlich vorhanden war, nicht günstiger.

Um die Vortheile möglichst frisch in conservirende Flüssigkeiten eingelegter Netzhäute besser ausbeuten zu können, liess ich mir einige Zeit hindurch von verschiedenen zoologischen Gärten Affenaugen kommen, denen bekanntlich eine fovea centralis wie dem Menschen eigen ist. Dieselben wurden an Ort und Stelle gleich nach dem Tode in von mir angegebene Lösungen gebracht. Mit besonderm Danke muss ich hier der Unterstützung gedenken, welche mir in dieser Beziehung in Berlin Prof. Peters, in Amsterdam Prof. Berlin, in Paris Herr Hartnack, in Cöln Dr. Bodinus angedeihen liessen. Das aber, worauf es mir wesentlich ankam, die Isolirung und das genaue Studium der von den Zapfen der fovea ausgehenden Fasern, wollte an diesen Präparaten so wenig wie an den menschlichen gelingen.

Der einzige Forscher, dem es neuerdings geglückt ist, die Zapfenfasern der menschlichen Retina zu isoliren, scheint Henle zu sein, der dieselben nach Alkohol-Präparaten als platte und glänzende, 0,0015 Mm. dicke Fasern schildert[1]), die, nachdem sie die ganze Dicke der äusseren Körnerschicht durchsetzt haben, an der Zwischenkörnerschicht (Henle's äussere granulirte Schicht) mit eigenthümlicher Anschwellung von kolbiger oder kegelförmiger Gestalt endigen. Welche weitere Verbindung sie hier etwa eingehen, blieb Henle dunkel. Aber gerade an der macula lutea und der fovea centralis gelang auch ihm die Isolirung dieser Fasern am wenigsten. Hier ist es Henle's äussere Faserschicht, an welche die kegelförmigen Enden angrenzen und in welche Fortsätze derselben übergehen

1) Nachrichten v. d. Königl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, November 1861, Nr. 15. p. 321. Handbuch der systemat. Anatomie Bd. II, 1866, p. 650.

sollen. Diese Angaben sind aber, wie unten gezeigt werden wird, unvollständig und irrthümlich.

Mittlerweile hatte ich mich mit dem günstigen Einfluss der Lösungen von Ueberosmiumsäure auf die Conservirung der Retinalelemente bekannt gemacht [1]) und beschlossen, die erste günstige Gelegenheit zur Untersuchung der macula lutea mittelst dieser Lösungen zu benutzen. Diese Gelegenheit bot sich in der erwünschtesten Weise, indem mir ein vollkommen normaler menschlicher Bulbus eine halbe Stunde nach der Exstirpation in die Hände kam. Prof. Busch hatte die Operation wegen eines tief in die Augenhöhle vordringenden Cancroids der Lider ausführen müssen und die Güte mir den Augapfel zu senden. Ich öffnete das Auge in einem Schälchen mit Jodserum und benutzte die Retina zunächst zur Untersuchung des Zapfenmosaiks am gelben Fleck. Sodann wurden verschiedene Stücke der Retina in Lösungen der Ueberosmiumsäure gelegt. Diesen Präparaten verdanke ich in erster Linie die Kenntniss der Stäbchen- und Zapfenfasern des Menschen, wie sie in Folgendem geschildert werden soll. Offenbar ist der günstige Erhaltungszustand derselben allein dem seltenen Glücke zuzuschreiben, dass der Bulbus noch warm in meine Hände gelangte. Denn ich überzeugte mich später, dass selbst wenige (3—4) Stunden nach dem Tode exstirpirte Bulbi, wie ich sie mehrfach zu untersuchen Gelegenheit hatte, ganz unbrauchbar zum Studium der Stäbchen- und Zapfenfasern sein können, während ich allerdings in einigen Fällen auch in Leichenaugen Andeutungen der Fasern auffand. Jedenfalls dürfte die Art und der Verlauf der Krankheit einen grossen Einfluss auf die Conservirung zartester nervöser Retinalelemente nach dem Tode haben, wie dies für das Gehirn längst anerkannt ist. Auf solche Verschiedenheiten des Erhaltungszustandes, abhängig von der Todesart werden meines Erachtens sich auch einige der von Henle gemeldeten individuellen Verschiedenheiten zurückführen lassen, welche er an scheinbar gleich gut conservirten menschlichen Netzhäuten beobachtete [2]).

1. Mensch.

Ich beginne die Darstellung dessen, was mir die Ueberosmiumsäure-Präparate der frischen menschlichen Netzhaut an der äusseren Körnerschicht gelehrt haben, mit der Erläuterung der Figur 1 auf

---

1) Vergleiche mein Archiv f. mikr. Anat. Bd. I p. 299.

2) Nachrichten v. d. Königl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, November 1864, Nr. 15, p. 306.

Taf. III, welche einer etwa im Aequator des Auges gelegenen Partie der Netzhaut entnommen ist und als Paradigma für die sogenannten peripherischen Theile der Retina gelten kann, den Ausdruck im weitesten Sinne genommen, wobei nur die macula lutea und ihre nächste Umgebung ausgeschlossen ist. Die Zeichnung ist keinem Schnitt-, sondern einem Zerzupfungspräparat entnommen und keine schematische. Die in Lösungen der Ueberosmiumsäure von $^1/_2$—$^1/_{10}$ $^0/_0$ macerirten und erhärteten Netzhäute spalten sich bei Berührung mit Nadeln auf das Leichteste in dünne Blätter nach der Richtung der Radialfasern, und diese sind selbstverständlich als natürliche Spaltungsproducte viel werthvoller wie dünne Schnitte. Auf dieselbe Weise sind alle nach Ueberosmiumsäure-Präparaten gezeichneten Durchschnittsbilder erhalten. Die Figur 1 zerfällt durch die Linie a a in einen oberen und unteren Theil. Es ist die membrana limitans externa, welche die Zapfen und Stäbchen c und b von den Zapfen- und Stäbchenkörnern, welche zusammen die äussere Körnerschicht darstellen, trennt. Erstere zeigen die bekannten Innen- und Aussenglieder, welche sich aber an den Stäbchen schärfer absetzen als an den Zapfen, an welchen letzteren, auch wenn die Stäbchen vollkommen gut erhalten sind, immer Schrumpfungserscheinungen auftreten, welche es auch in unserem Falle zweifelhaft machen, wie lang die sogenannten Zapfenstäbchen eigentlich im natürlichen Zustande gewesen seien. Die Ueberosmiumsäure verändert auch meist die Aussenglieder der Stäbchen etwas. Es sind Krümmungen, Biegungen, quere Spaltungen, welche an ihnen, verschieden je nach der Concentration auftreten. Ich habe diese Theile wie im frischen Zustande gezeichnet. An alle Zapfenkörper schliesst sich unmittelbar unter der limitans externa ein kernhaltiger Anhang von etwa demselben Durchmesser wie ersterer an, von diesem durch eine etwas verschmälerte Partie geschieden. Der Kern füllt diesen Anhang vollständig aus,. ist kuglig oder ein wenig zur Eiform abweichend und zeigt in seiner homogenen Substanz ein glänzendes, relativ grosses Kernkörperchen. Aus diesem Zapfenanhang, dem Zapfenkorn der Autoren, entwickelt sich nach abwärts ein blasser Faden von cylindrischer Gestalt, vollkommen glatter Oberfläche und ansehnlicher bis zu 0,003 Mm. betragender Dicke, welcher ohne sich zu theilen oder feine Seitenästchen abzugeben bis zur unteren Grenze der äusseren Körnerschicht verläuft und hier, dicht über der Zwischenkörnerschicht eine kegelförmige Anschwellung bildet, mit welcher

er scheinbar aufhört. Aus der Basis dieser Anschwellung, welche auf der Zwischenkörnerschicht gewissermassen aufruht, entwickeln sich in verschiedener Zahl sehr feine Fäserchen, welche ich an isolirten Zapfenfasern, wie eine solche bei 1000maliger Vergrösserung in Fig. 8a gezeichnet ist, immer kurz abgerissen endigen, in situ dagegen sich an der horizontalfaserigen Zwischenkörnerschicht verlieren sah. Die Verbindung ist hier eine solche, dass der Eindruck eines directen Ueberganges dieser feinen Fäserchen in die flächenhafte Faserüng der Zwischenkörnerschicht entsteht. Die Faser des stark vergrösserten Zapfens Fig. 8 zeigt, was sehr bemerkenswerth ist, eine deutliche Längsstrichelung. Bei einem gewissen Erhaltungszustande war diese Strichelung constant zu bemerken, und setzte sich bis in die Zapfenkörper fort, freilich unterbrochen durch den kernhaltigen Theil des Zapfens (Fig. 8a). In diesem Falle schienen, wie die Figur zeigt, auch die ganzen Zapfenkörper wie aus feinen parallelen Längsfasern zusammengesetzt. Die Zapfenstäbchen zeigten sich leider stark geschrumpft. Im Verlaufe einzelner Zapfenfasern kamen an gewissen sehr weichen Präparaten Anschwellungen vor, einseitige Ausbuchtungen oder spindelförmige Varikositäten. Die mittlere von den drei in Fig. 1 abgebildeten Zapfenfasern ist durch eine solche Verdickung in der Mitte ausgezeichnet.

Der Raum zwischen den die äussere Körnerschicht durchsetzenden Zapfenfasern ist ausgefüllt von einer grossen Zahl dicht gedrängt liegender kleiner Zellen, welche alle mit Stäbchen in Verbindung stehen. Bei einzelnen derselben, welche zwischen den Zapfenkörnern sich dicht an die limitans externa anschliessen, ist dieser Zusammenhang mit den Stäbchen durch kurze dicke Brücken vermittelt und leicht sichtbar, bei denjenigen aber, welche tiefer in der Zwischenkörnerschicht liegen, und deren ist die weit grössere Zahl, kommt die Verbindung auf dem Wege äusserst feiner Fäden zu Stande, welche um so länger sind, je näher die Zelle der Zwischenkörnerschicht gelagert ist. Ebensolche feine Fasern, wie sie die Verbindung mit den Stäbchen vermitteln, entspringen aber auch aus dem entgegengesetzten, unteren Ende der eiförmigen Zellen. Diese Fasern streben zur Zwischenkörnerschicht, an welcher sie in einer Höhe mit der kegelförmigen Zapfenfaseranschwellung mit ovalen Knöpfchen endigen. Sonach gleicht jedes dieser Stäbchenkörner, wie wir mit H. Müller diese Zellen im Gegensatz zu den Zapfenkörnern nennen wollen, einer bipolaren Ganglienzelle mit einem central (zur Zwischenkörnerschicht)

und einem peripherisch (zu den Stäbchen) verlaufenden Faden, deren Länge zusammen mit dem Zellenkörper der Entfernung zwischen limitans externa und Zwischenkörnerschicht gleicht. Der peripherische Theil muss sich auf ein Minimum verkürzen, wenn das Stäbchenkorn an die limitans externa stösst, ebenso der centrale Faden, wenn die Entfernung zwischen Stäbchenkorn und Zwischenkörnerschicht schwindet. Die Zellenkörper bestehen aus einem kugligen homogenen Kern mit kleinem glänzenden Kernkörperchen und einer ausserordentlich dünnen Rinde einer kaum körnigen, staubartig trüben Zellsubstanz, welche mit voller Deutlichkeit aber nur am oberen und unteren Ende des Kernes, wo sich der zarte Faden auszieht, sichtbar ist (vergl. Fig. 8 b′ bei 1000maliger Vergrösserung).

Die feinen Fasern, welche von den Stäbchen und Stäbchenkörnern ausgehen, sind, wie die Abbildung zeigt, mit Varikositäten versehen, von der charakteristischen Form, wie sie isolirte feine Fasern der Opticusschicht der Retina bei gewissen Behandlungsmethoden in so ausgezeichnetem Grade zeigen (vergl. meine Observationes de retinae structura etc. Fig. 2). Wie diese Varikositäten durch dünne Lösungen der Chromsäure von $^1/_{25}$—$^1/_{50}$ % hervorgerufen werden, entstehen sie auch in solchen Lösungen der Ueberosmiumsäure, in denen die Erhärtung gegen die Maceration zurücktritt. Wie immer so sind sie auch hier das erste Stadium der beginnenden Quellung, deren höhere Grade zur Auflösung führen. Eine Isolirung der feinen varikösen Fasern auf längere Strecken, wie an dem abgebildeten Präparate, ist natürlich nur nach Entfernung eines Theiles der äusseren Körner wie eine solche an Zerzupfungspräparaten sich oft von selbst vollzieht, möglich. Sehr eigenthümlich ist das Ende dieser Fasern an der oberen Grenze der Zwischenkörnerschicht. Dasselbe ist repräsentirt einfach durch eine spindelförmige Anschwellung, etwas grösser und schärfer contourirt als sie im Verlaufe der Fäden als Varikositäten vorkommen. Manche derselben enthalten kleine Vacuolen im Innern, d. h. kuglige Räume, welche mit einer das Licht schwächer brechenden Substanz erfüllt zu sein scheinen.

Ausser den Stäbchen- und Zapfenkörnern habe ich an den beschriebenen Präparaten menschlicher Netzhaut keine Zellen oder Kerne in der äusseren Körnerschicht wahrgenommen. Es stimmt das auch mit den später zu erwähnenden an Thieraugen gewonnenen Resultaten, nach denen ich a l l e zelligen oder kernartigen Elemente der äusseren Körnerschicht als in Verbindung mit Stäbchen oder

Zapfen stehend annehmen muss. Ausläufer der radialen Stützfasern, die sonst in der menschlichen Netzhaut innerhalb der äusseren Körnerschicht nicht fehlen, waren an dem sehr bald nach dem Einlegen untersuchten und noch sehr wenig erhärteten Präparat, dem die Abbildung entnommen ist, nicht zu isoliren. Gefesselt durch die überraschende Klarheit der Stäbchen- und Zapfenfasern habe ich auch auf die etwa vorhanden gewesenen Andeutungen der radialen Stützfasern zuerst nicht Acht gegeben. Das Präparat hielt sich aber nicht lange, denn schon am folgenden Tage hatte die fortgesetzte Maceration die Stäbchen- und Zapfenfasern durch Quellung vernichtet. Offenbar hatte ich eine Concentration der Ueberosmiumsäurelösung gewählt, welche bereits zur Zeit der Untersuchung Quellungserscheinungen hervorgerufen hatte. Denn nur so erklären sich, wie erwähnt, die Varikositäten der Zapfen- und Stäbchenfasern, vorausgesetzt, dass sie den Varikositäten entsprechen, welche dünne Chromsäurelösungen an den Opticusfasern der Retina erzeugen, woran zu zweifeln kein Grund vorliegt. Ich will schon hier bemerken, dass man in stärkeren Lösungen der Ueberosmiumsäure die Stäbchenfasern auch ohne Varikositäten conserviren kann, wobei sie aber meist schnell so brüchig werden und mit dem zugleich erhärteten bindegewebigen Stützapparat verschmelzen, dass an eine Isolirung auf längere Strecken, wie in der Fig. 1 nicht mehr zu denken ist. Auf Grund der beschriebenen Varikositäten, welche ganz mit denen der feinsten Opticusfasern der Retina übereinstimmen, und weil sie die einzigen Fasern sind, welche von den Stäbchen ausgehen, rechne ich auf die Zustimmung des geneigten Lesers, wenn ich die Stäbchenfasern mit aller Entschiedenheit für Nervenfasern erkläre. Wofür werden aber die Zapfenfasern zu gelten haben? Durch die kegelförmige Anschwellung an der Zwischenkörnerschicht erhalten sie eine gewisse oberflächliche Aehnlichkeit mit den radialen Stützfasern, welche an der limitans externa endigen. Nichts kann verschiedener sein, als das Ansehen der beiden Faserarten in ihrem Verlaufe. Die Stützfasern hängen überall mit dem spongiösen Zwischengewebe der Netzhaut zusammen, geben zu demselben Aeste ab, und je besser sie conservirt sind, um so rauher ist ihre Oberfläche. Die Zapfenfasern sind vollkommen glatt und senden kein einziges Seitenästchen ab. An dem abgebildeten Präparate waren die Stützfasern gar nicht oder nur sehr unvollständig sichtbar, die Zapfenfasern aber mit einer unübertrefflichen Klarheit isolirbar. Also müssen auch wohl chemische Verschiedenheiten vorhanden sein.

Die Zapfenfasern haben nach Lichtbrechung, Glätte der Oberfläche und innerer Bildung ganz das Ansehen breiterer Axencylinder, wie sie aus markhaltigen Nervenfasern isolirt werden können, oder frei als die dickeren Fasern in der Opticusschicht der Retina vorkommen. Diese Aehnlichkeit wird noch grösser, wenn man die oben erwähnte öfter beobachtete zarte Längsstrichelung berücksichtigt, welche manche der am besten conservirten Zapfenfasern darboten. Dieselbe erinnert ganz an die ähnlichen Vorkommnisse an breiteren Axencylindern. Wir wir Ursache haben, solche als ein Bündel feinster Fasern anzusprechen, sofern sie aus einer fibrillär gespaltenen Ganglienzellen-Rinde sich erheben [1]), oder gar aus verschiedenen Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen; so könnten wir die Zapfenfasern dann auch als eine Summe feiner Elementarfasern auffassen, wobei der ebenfalls fibrillär gebildete Zapfenkörper der fibrillären Rinde der Ganglienzellen der Centralorgane des Nervensystemes entsprechen würde. Andererseits ist bewiesen, dass die Zapfenfaser an der Zwischenkörnerschicht wirklich in eine Anzahl feiner Fäserchen zerfällt, oder wenn wir den natürlichen Weg vom Centrum nach der Peripherie verfolgen, sich vielmehr aus einer gewissen Zahl feinster Fäserchen zusammensetzt. Diese müssen also einen wichtigen Bestandtheil der Zwischenkörnerschicht bilden. In der That ist hier, wie bereits erwähnt, eine dichte Ansammlung feinster flächenhaft ausgebreiteter Fäserchen vorhanden, welche verschieden sind von dem die Grundlage dieser Schicht bildenden spongiösen Bindesubstanznetz. Bei der enormen Feinheit dieser Fäserchen und der Schwierigkeit, sie zu isoliren, ist es schwer, genauere Angaben über sie zu machen. An unserer menschlichen Retina gelang es mir aber an abgerissenen Enden öfter, kurze Strecken der feinen Fäserchen isolirt wahrzunehmen und mich zu überzeugen, dass sie sowohl an Feinheit als in der Neigung kleine spindelförmige Varikositäten zu erhalten, feinsten Nervenfasern und speciell den Stäbchenfasern der äusseren Körnerschicht ähnlich sehen, welche letztere sie jedoch an Feinheit noch übertreffen. Dickere Fasern ähnlich den Zapfenfasern kommen in der Zwischenkörnerschicht nicht vor, weder in flächenhaftem noch in radiärem Verlauf.

Est ist bekannt, dass sich die menschliche Retina nach dem

---

1) Vergl. meine Vorrede zu Deiters Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark, Braunschweig 1865, p. XV.

gelben Fleck zu allmählich verdickt, und dass diese Verdickung zunächst den Zwischenraum zwischen limitans externa und Zwischenkörnerschicht betrifft, inclusive der letzteren nach H. Müller, exclusive derselben meinen Angaben zufolge.

Was H. Müller eine Verdickung der Zwischenkörnerschicht am gelben Fleck nannte, kann dieser Schicht nicht zugerechnet werden, sondern gehört der der äusseren Körner an und stellt eine zellenarme aber faserreiche innere Partie derselben dar [1]. Henle führt neuerdings für diese Dickenzunahme der Netzhaut am gelben Fleck eine ganz neue Schicht ein, seine äussere Faserschicht [2], welche anfangs aus radialen, später, an der macula lutea selbst, aus den bekannten liegenden oder schiefen Fasern besteht. Das Verhältniss ist folgendes. Während die Zwischenkörnerschicht nach dem gelben Fleck zu keine Veränderung ihrer Dicke zeigt (vergl. Taf. III Fig. 1—4 dd, Taf. VI Fig. 1 dd), vergrössert sich allmählich der Raum zwischen a und d, welcher der äusseren Körnerschicht angehört. Dabei nehmen die äusseren Körner an Zahl nicht zu, sie bleiben dicht gehäuft, wie sie es vorher waren, unter der limitans externa und soweit nach innen, als sie Platz brauchen. Während aber vorher die Stäbchenkörner bis zur Zwischenkörnerschicht (Taf. III Fig. 1 dd) herabreichten, bleibt jetzt (Fig. 2) ein Raum oberhalb der Zwischenkörnerschicht von Stäbchenkörnern frei, welcher nur von Stäbchen- und Zapfenfasern eingenommen wird. Dieser Raum kann zu derselben Dicke und darüber anwachsen, wie der von den Stäbchen- und Zapfenkörnern eingenommene. Aus Raumersparniss ist in Fig. 2 nur der Anfang dieser Dickenzunahme der äusseren Körnerschicht, nicht das Extrem abgebildet. Die Stäbchen- und Zapfenfasern ziehen hier in derselben Richtung weiter, wie sie entsprangen, nichts Neues oder Eigenthümliches lagert sich zwischen dieselben als nur das reticuläre Bindegewebe. Alles ist geblieben wie vorhin, auch die Endigungsweise der Stäbchen- und Zapfenfasern an der äusseren Grenze der Zwischenkörnerschicht, nur die Länge der Stäbchen- und Zapfenfasern hat zugenommen. Da die Stäbchen- und Zapfenkörner sich nicht gleichmässig auf den erweiterten Raum vertheilen, so entsteht eine körnerlose innere Abtheilung der äusseren Körner-

---

1) Verhandl. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde v. 3. Juli 1861. Reichert und du Bois Reymond's Archiv etc. 1861, p.

2) Nachrichten v. d. Ges. d. Wiss. z. Göttingen Nov. 1864, No. 15, p. 313.

schicht. In dieser beginnen nun sehr bald die Stäbchen- und Zapfenfasern von der rein radiären Richtung abzuweichen. So lange noch Körner zwischen ihnen liegen, also in der Nähe der limitans externa, ziehen sie gerade nach einwärts, in der körnerlosen Partie angekommen biegen sie der ora serrata zu, also in meridionaler Richtung, vorwärts ab, und erreichen somit erst nach einem kleinen Umweg die obere Grenze der Zwischenkörnerschicht (Fig. 3 Taf. III). Diese Veränderung nach dem gelben Fleck zu lässt sich in jedem nach der fovea centralis als hinterem Pole gezogenen Meridian der Retina beobachten.

Mittlerweile hat in der Stäbchenschicht die Zahl der Zapfen auf Kosten der Stäbchen zugenommen wie schon in Fig. 3 und weiter in Fig. 4 sichtbar ist. Dadurch rücken an der limitans externa die Zapfenkörner dichter zusammen, während Stäbchenkörner nur noch in geringer Zahl unter ihnen vorkommen. Die Zahl der äusseren Körner nimmt also ab, die Dicke der ganzen Schicht aber immer noch eher zu als ab. Dies kommt also der faserigen inneren Abtheilung der äusseren Körnerschicht zu gute. In dieser nehmen denn die Stäbchen- und Zapfenfasern, und endlich wenn die Stäbchen ganz geschwunden sind, wie am gelben Fleck selbst (Fig. 5 und 6), die Zapfenfasern allein eine wahrhaft enorme Länge an. In Fig. 4 konnte ich noch einen Theil derselben auszeichnen, die sich anschliessenden Figg. 5 und 6 hätten aber, wenn die Länge der Zapfenfasern in richtigem Verhältniss hätte angegeben werden sollen, weit über die Länge der ganzen Tafel ausgedehnt werden müssen. Hier gelang mir nun auch ihre Isolirung nicht mehr vollständig, so dass eine genaue Bestimmung der Länge derselben nicht ausführbar war. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich die Länge einzelner Gruppen derselben auf das 6—8fache der in Fig. 4 abgebildeten schätze.

Der Charakter der Zapfenfasern hat sich bei dieser enormen Zunahme an Länge sonst nicht geändert. Es sind dieselben blassen, glatten, Axencylindern ähnlichen Fasern, wie wir sie an den peripherischen Theilen der Retina kennen lernten. Ebenso ist die Art ihrer Endigung an der oberen Grenze der Zwischenkörnerschicht dieselbe geblieben. Zu hunderten konnte ich an abgelösten Partien der Zwischenkörnerschicht die anhängenden kegelförmigen Enden der Zapfenfasern ansitzen sehen. Die Verbindung ist eine ziemlich innige und spricht ganz dafür, dass die feinen Fasern, welche aus

der Kegelbasis hervortreten, der flächenhaften Faserung der Zwischenkörnerschicht sich beimischen. Ebenso sind die Stäbchenfasern, wo sie wie bei Fig. 3 und 4 noch zwischen den Zapfenfasern erkennbar sind, von der gleichen Beschaffenheit, wie ich sie oben geschildert habe. Auch sie habe ich trotz ihrer Feinheit hie und da auf wunderbare Länge isolirt gesehen (Fig. 4), über ihre Endigungsweise an der Zwischenkörnerschicht aber nichts Neues herausgebracht.

Schon in Fig. 5 und 6 ist eine bedeutende Verschmälerung der Zapfen gegenüber den peripherischen Theilen des gelben Fleckes (Fig. 4) und den anderen Abbildungen (1—3) zu bemerken. Diese Verschmälerung steigert sich am Rande der fovea centralis bis zu dem in Fig. 7 abgebildeten Verhältniss, wo ich die Dicke der Zapfenkörper zu 0,003mm bestimmte, entsprechend den früher von mir, H. Müller und Welker angegebenen Maassen der Elemente der fovea centralis. Auch die von diesen Zapfen abgehenden Fasern vermochte ich deutlich isolirt auf eine kurze Strecke zu verfolgen, und als identisch mit den andern Zapfenfasern zu erkennen. Die Zapfenkörner haben aber bei der grossen Häufung der Zapfen auf kleinem Raum längst nicht mehr alle Platz in einer Reihe unter der limitans externa. Dieselben müssen sich, wie früher die Stäbchenkörner, über und durcheinanderschieben, wobei sie sich aber immer möglichst nahe an der genannten Grenzhaut ansiedeln. Niemals scheint tiefer unten im Verlaufe der die äussere Körnerschicht durchsetzenden schiefen Fasern eine kernhaltige Anschwellung vorzukommen. Die Zapfenkörner zeigen sich an der macula lutea etwas schmächtiger als an den peripherischen Theilen der Retina, sonst gleichen sie, was die Form und Grösse des Kernes und Kernkörperchens betrifft, jenen ganz genau. Durch die enorme Länge der Zapfenfasern innerhalb der äusseren Körnerschicht kommt auf eine kurze Strecke eine vollkommen flächenhafte Faserung zu Stande, von welcher Fig. 1 Taf. VI bei schwacher Vergrösserung ein deutliches Bild giebt, welches zugleich das Treffende des Henle'schen Vergleiches dieser Verlaufsrichtung mit der Faserung des musculus sacrospinalis beweist, indem die von der limitans externa her herantretenden Fasern erst nach längerem Verlaufe in der horizontalfaserigen Schicht nach der Zwischenkörnerschicht zu wieder abgegeben werden.

Der Werth und die Bedeutung dieser Anordnung kann nur in dem Umstande gefunden werden, dass bei der gegen die Mitte des

gelben Fleckes immer mehr zunehmenden Häufung der Zapfen und ihrer Fasern die übrigen Schichten der Retina und zunächst die Zwischenkörnerschicht nicht gleichen Schritt halten können. Sie bleiben so zu sagen zurück in der weiteren Verarbeitung der Zapfenfasern, wesshalb mehr peripherisch gelegene, dem Aequator nähere Theile mit zu Hülfe genommen werden müssen. Dies Verhältniss wird zur unabweislichen Nothwendigkeit an der fovea centralis, an welcher alle Schichten ausser der Zapfenschicht und den sich zunächst anschliessenden Zapfenkörnern auf ein Minimum schwinden. Hier mussten die Zapfenfasern die peripherischen Theile des gelben Fleckes aufsuchen, welche sich bekanntlich durch besondere Dicke ihrer Schichten, namentlich der Ganglienzellenschicht auszeichnen. Die so einmal eingeführte vom Centrum der fovea divergirend ausstrahlende Verlaufsrichtung der Zapfenfasern wird nun aber auch weiter peripherisch noch eine Strecke weit beibehalten, sie kann sich nur allmählich ausgleichen und dies geschieht auf dem Wege der Figuren 4, 3, 2, Taf. III.

Gehen wir von Fig. 1 aus, so stellt Fig. 2 die erste Veränderung dar, welche eintreten musste um die schiefe Faserrichtung nach dem gelben Fleck zu möglich zu machen. Dieselbe ist dann eingetreten in Fig. 3, steigert sich zu Fig. 4 und weiter, bis dann die in Taf. VI Fig. 1 dargestellte horizontal faserige Abtheilung der äusseren Körnerschicht zu Stande kommt, in welcher die Zapfenfasern eine solche Länge haben, dass ihre Isolirung unübersteigliche Schwierigkeiten bietet. Die zelligen Elemente der äusseren Körnerschicht bleiben dagegen alle so nahe wie möglich an den Stäbchen und Zapfen, also an der m. limitans externa, gerade so wie an den peripherischen Theilen der Retina, aber die von ihnen ausgehenden Fasern haben statt des rein radiären einen abweichenden Verlauf zurückzulegen, um die Zwischenkörnerschicht zu erreichen. Durch die auf diese Weise nothwendig gewordene Verlängerung der Stäbchen- und Zapfenfasern kommt die ganz allmählig sich herausbildende Verdickung der äusseren Körnerschicht zu Stande, welche wir eben geschildert haben.

Aus dem Voranstehenden geht, wie ich glaube, zur Genüge hervor, dass die Einführung einer besonderen äusseren Faserschicht im Henle'schen Sinne auf grosse Schwierigkeiten stossen muss. Henle erkannte die Stäbchenfasern nicht an, da er sie an seinen Präparaten nicht zu beobachten vermochte. So entging ihm der

durch und durch radiär faserige Bau der äusseren Körnerschicht. Erst mit dem Zurücktreten der Stäbchenkörner und mit der Entwickelung der zellenarmen, rein faserigen inneren Abtheilung der äusseren Körnerschicht bemerkte er die Fasern, die er nun als eine besondere Schicht benennen zu müssen glaubte, während sie vorher ebenso schon vorhanden waren, nur verdeckt und versteckt zwischen den äusseren Körnern. Ich halte es unter diesen Umständen für sachgemäss, auf einen besonderen Namen auch für die Schicht der schiefen Fasern am gelben Fleck und an seiner Umgebung zu verzichten, und das Auftreten derselben als eine besondere Modification der inneren Abtheilung der äusseren Körnerschicht zu bezeichnen, wie ich diese Bezeichnung schon 1861 in meiner kurzen in dem Archiv für Anatomie und Physiologie, herausgeg. von Reichert und du Bois Reymond, veröffentlichten Notiz über die Anatomie des gelben Fleckes pag. 785 vorgeschlagen habe.

Ich führte bereits oben an, dass die Verlängerung der Stäbchen- und Zapfenfasern in rein radiärer Richtung nach dem gelben Fleck zu viel bedeutender zu sein pflegt, als Fig. 2 angiebt. Damit hat dann auch für die schiefen Fasern der Zwischenraum zwischen a und d bedeutend zugenommen, wie auch meine Fig. 1 Taf. VI beweist. So zeigt die von H. Müller in Fig. 17 Taf. II des 8ten Bandes der Zeitschrift f. wiss. Zoologie gegebene Abbildung eines Querschnittes durch den gelben Fleck unter 3 eine enorme Dicke der faserigen inneren Abtheilung der äusseren Körnerschicht, ebenso die Fig. II auf der von H. Müller und Kölliker gezeichneten Taf. XIX der Icones physiologicae von A. Ecker. Dass es nicht die Zwischenkörnerschicht ist, wie H. Müller meinte, welcher diese Verdickung angehört, bedarf jetzt keines Beweises mehr. Auch weit über den gelben Fleck nach vorn gegen den Aequator der Retina hin sieht man hie und da die Zapfen- und Stäbchenfasern noch länger als die Strecke ist, welche die äusseren Körner einnehmen. Eine solche Stelle bildet Henle in Fig. 503 pag. 653 seines Handbuches der Anatomie Bd. II ab. Aber dass die fraglichen Fasern durch Schrumpfung des Glaskörpers künstlich in die Länge gezogen werden können, wodurch dann übernatürliche Verdickung der Retina in der bezüglichen Gegend entstände, wie Henle meint, möchte ich ernstlich bezweifeln. Namentlich der Chromsäure und dem chromsauren Kali, auf welche Henle mit Unrecht schlecht zu sprechen ist, soll diese Wirkung zukommen. Ich kann mir wohl denken, dass durch

künstliche Aufrichtung der schiefen Fasern zu rein radiären Irrthümer in der Beurtheilung der Dicke der äusseren Körnerschicht entstehen. Sonst vermag ich aber die Furcht vor Zerrungen und Dehnungen, welche die genannten Reagentien erzeugen sollen, nicht zu theilen und kann versichern, dass mir bei Untersuchung einer nach und nach wohl zu einem halben Hundert angewachsenen Zahl in Chromsäure und chromsaurem Kali erhärteter menschlicher Augen nie eine Ausdehnung der äusseren Körnerschicht zu ungewöhnlichen Durchmessern vorgekommen ist. Dass aber die von Henle so gerühmte Entwässerung in Alkohol auf das frische Gewebe angewandt Schrumpfungen erzeuge, braucht nicht erst bewiesen zu werden, zumal wenn es sich um so ausserordentlich wasserreiche, weil festerer zelliger Bestandtheile entbehrende Schichten handelt, wie die aufgelockerte äussere Körnerschicht am gelben Fleck, deren Vergänglichkeit und Veränderlichkeit schon manche Mühe zu Schanden gemacht hat.

2. Thiere.

Einen gelben Fleck haben unter den Säugethieren bekanntlich nur die Affen. Dass dieser im Wesentlichen die Organisation des menschlichen darbietet, d. h. in seiner percipirenden Schicht nur Zapfen besitzt, welche sich gegen die Mitte der macula lutea verschmälern, wo eine besonders dünne Stelle, also eine fovea centralis, vorkommt, habe ich bereits früher auf Grund meiner Untersuchung von Affenaugen beschrieben. Zur Behandlung mit Ueberosmiumsäure konnte ich nur die Augen eines wenige Stunden zuvor gestorbenen Macacus cynomolgus verwenden. Das eine derselben zeigte ausgedehnte Netzhautablösung und schied aus. Von dem anderen hatte ich mehrere Stücke der Retina in verschiedene Concentrationen der Säurelösung gelegt. Dieselben reichten aus, die vollständige Identität im Bau der äusseren Körnerschicht der peripherischen Theile der Netzhaut mit dem in Fig. 1 Taf. III gezeichneten Bilde darzuthun. Stäbchen- und Zapfenfasern konnte ich bis zur Zwischenkörnerschicht isoliren, und constatiren, dass ihre Dicke der der betreffenden Elemente menschlicher Retina gleichkommt. Auch die Durchmesser der Stäbchen und Zapfen selbst weichen von

denen des Menschen kaum ab, wie die Betrachtung des Mosaiks der Chorioidealenden dieser Gebilde im frischen Zustande lehrt. So ist es auch mit dem Verhältniss der Menge derselben zu einander. Kurz die Affenretina bot mir in keiner der erwähnten Beziehungen einen nennenswerthen Unterschied gegenüber der menschlichen dar. Nicht ohne Bedeutung dürfte es sein, dass ich, wie ich hier gleich anführen will, bei keinem Säugethiere so dicke Zapfenfasern wie beim Menschen und beim Affen (Macacus cynomolgus) wiedergefunden habe. Neuerdings beschäftigten mich zu anderen Zwecken die Augen eines Cynocephalus Babuin, deren gelbe Flecke ich ganz frisch ausschnitt. Beim Zerzupfen des einen in Serum mittelst feiner Nadeln gelang es mir, einzelne Zapfenfasern von ziemlieh bedeutender Länge zu isoliren. Es ist dies das einzige Mal, dass ich Zapfenfasern im ganz frischen Zustande ohne Zusatz irgend welcher Reagentien beobachten konnte. Offenbar hatte die lockere Beschaffenheit der auch hier dickeren äusseren Körnerschicht die Isolirung begünstigt, die unter anderen Umständen frisch kaum gelingen dürfte. Die Fasern hatten ungefähr die Breite wie die Zapfenfasern der menschlichen macula lutea, eine vollkommen glatte Oberfläche, und einen eigenthümlichen Glanz, wie ihn marklose Nervenfasern in Serum untersucht darbieten.

Unter den übrigen Säugethieren waltet eine sehr auffallende, bisher, wie es scheint, unbeachtet gebliebene Verschiedenheit bezüglich der Vertheilung von Stäbchen und Zapfen ob. Während die meisten unserer grösseren Haussäugethiere, speciell. Schaaf, Rind, Schwein, Pferd und Hund einen Wechsel von Stäbchen und Zapfen in der Retina ähnlich wie der Mensch zeigen, natürlich mit Ausnahme der macula lutea, fehlen meinen Untersuchungen zufolge die Zapfen ganz den Fledermäusen, dem Igel, dem Maulwurf, der Maus, dem Meerschweinchen. Eine Art Uebergang bilden die Katze, das Kaninchen' die Ratte, indem hier entweder noch sehr dünne wirkliche Zapfen wie bei der Katze existiren oder nur Andeutungen von solchen vorkommen, jedenfalls die Stäbchen der Art überwiegen, dass die Zapfen zwischen ihnen leicht ganz übersehen werden. Nach Ritter's Angaben über das Wallfischauge [1]) (Balaena mysticetus), welche sich freilich nicht auf die Untersuchung frischer, sondern nur auf Spiri-

1) Die Structur der Retina dargestellt nach Untersuchungen über das Wallfischauge, Leipzig 1864, p. 30.

tuspräparate stützen, scheinen dem Riesen unter den Säugethieren ebenfalls die Zapfen zu fehlen.

Um die An- oder Abwesenheit der Zapfen und ihr Verhältniss zu den Stäbchen zu constatiren, ist das einzige sichere Mittel, die Retina des eben getödteten Thieres in Serum abzulösen und mit der Chorioidealseite nach oben ohne Deckglas bei starker Vergrösserung unter das Mikroskop zu bringen. Auf diese Weise erhält man ein Bild der natürlichen Querschnitte der Elemente der percipirenden Schicht, und kann leicht durch Heben und Senken des Tubus die Stäbchen- und Zapfenschicht in ihrer ganzen Dicke durchmustern. Solche Präparate von der Retina des Menschen, wie ich sie zwei Mal an eben exstirpirten bulbi untersuchen konnte, geben an allen Stellen mit Ausnahme der macula lutea, wo nur Zapfen sind, ein sofort in die Augen springendes Bild der regelmässigen Anordnung abwechselnd stehender Stäbchen und Zapfen (Taf. V, Fig. 3). Der Zwischenraum zwischen den Zapfen beträgt nicht mehr als zwei bis vier Stäbchenbreiten und dies Verhältniss bleibt dasselbe bis zur ora serrata. Fast absolut gleich sind die entsprechenden Bilder vom Affen, ähnlich die vom Schaaf, Rind, Schwein und Pferd, wo auch die Dimensionen der Stäbchen- und Zapfenbreiten denen des Menschen ähnlich bleiben (vergl. Fig. 11 Taf VII vom Schaaf). So auch (ebenda Fig. 10 a) beim Hunde, wo jedoch der Durchmesser der Stäbchen und Zapfen sinkt und die Zahl der Stäbchen im Verhältniss zu der der Zapfen bedeutend zunimmt, so dass 4—6 Stäbchen auf dem kürzesten Wege zwischen je zwei Zapfen zu zählen sind. An guten in Ueberosmiumsäure erhärteten Präparaten der Retina, die sich leicht durch Zerzupfen in dünne Blätter ähnlich mit dem Messer gefertigten Querschnitten zerlegen lassen, konnte ich bei allen eben genannten Thieren die Zapfen mit ihren die äussere Körnerschicht durchsetzenden Fasern isoliren. Das Verhältniss des Zapfens zum Zapfenkorn unter der m. limitans externa und dieses wieder zur Zapfenfaser gleicht, wie Fig. 1—5 Taf. IV von Ochs und Schaaf zeigen, ganz dem der entsprechenden Theile der menschlichen Zapfen. Nur sind die Dicken-Dimensionen etwas geringer, namentlich bei den Zapfenfasern. Freilich kommt es bei Bestimmung der Dicke des Zapfenfadens auch etwas auf den Grad der Erhärtung oder Maceration des Präparates, auf die Concentration der Ueberosmiumsäure an, so dass diese Bestimmung immer etwas Unsicheres behält. Denn in stärkeren Lösungen wird der Zapfenfaden

unzweifelhaft feiner, dabei glänzender als in dünneren, wo er blasser aber dafür auch breiter ist. Letzterer Zustand scheint dem natürlichen zu entsprechen.

Wie im Menschen habe ich alle auf ganze Länge erhaltenen Zapfenfasern immer dicht über der Zwischenkörnerschicht mit einer kegelförmigen Anschwellung enden sehen. Aus derselben entwickeln sich feine Fasern, die an isolirten Zapfen kurz abgerissen sind, in situ gesehen in die flächenhafte Faserung der Zwischenkörnerschicht überzugehen scheinen. Sehr merkwürdig ist, dass die Anschwellung in stärkeren Lösungen der Säure oder bei längerem Liegen in schwächeren oft eine dintenartig blauschwarze Farbe annimmt, wie sie auch häufig, aber nicht constant, an den glänzenden Aussengliedern der Stäbchen nach Einwirkung von Ueberosmiumsäure beobachtet wird, wo sie an die ähnliche des Nervenmarkes erinnert [1]. Auch die feinen Stäbchenfasern und ihr Zusammenhang mit den Stäbchenkörnern sind bei den genannten Thieren in gleicher Weise wie beim Menschen zu sehen (Taf. IV Fig. 2 vom Ochsen, Taf. VII, Fig. 10 b vom Hund). Die Stäbchenkörner selbst, welche dicht gehäuft in mehr oder weniger Lagen übereinander geschichtet sind, kommen, was Gestalt und eigenthümlichen Glanz betrifft, welchen letzteren die Ueberosmiumsäure erhält ohne körnige Gerinnungen zu erzeugen, mit denen des Menschen überein, hinter denen sie an Grösse jedoch meist etwas zurückbleiben. Auch das Ende der Stäbchenfasern an oder unmittelbar über der Zwischenkörnerschicht mittelst einer kleinen spindelförmigen Anschwellung habe ich nie anders als wie beim Menschen gesehen.

Bei dieser grossen Uebereinstimmung in allen Theilen der äusseren Retinalschichten beim Menschen und den genannten Thieren muss es in hohem Grade überraschen, dass bei anderen Säugethieren wesentliche Abweichungen vorkommen. Zunächst fiel es mir auf, dass in der Kaninchenretina weder mit Jodserum noch mit Ueberosmiumsäure Zapfen aufzufinden waren, und dass die äussere Körnerschicht nur aus e i n e r Art von Elementen, aus Stäbchenkörnern besteht. Die Untersuchung des Relief der Chorioidealfläche der Retina ergab kein ganz entscheidendes Resultat. Ueber grössere Strecken ist allerdings ein gleichmässiges Mosaik von nur

---

1) M. Schultze und Rudneff in dem Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. I, p. 303.

einer Art von Elementen, von Stäbchen vorhanden, aber an sehr vielen Stellen zeichnen sich in diesem Mosaik dunklere Punkte aus, verwaschene Flecke, etwas grösser als ein Stäbchendurchmesser. Betrachtet man diese mit möglichst starker Vergrösserung, so machen sie den Eindruck als fehle hier ein Stäbchen, oder als befände sich an der betreffenden Stelle eine Lücke, deren Ausfüllungsmasse aber keinerlei besondere Structur zeigt und von welcher Lücke sich ein verwaschener Schatten auf die unmittelbar angrenzenden Stäbchen ausbreitet (Taf. VII, Fig. 8 a). Ein deutlicher Zapfenkörper ist nicht zur Anschauung zu bringen. So verhält sich nach meinen Untersuchungen auch die Ratte, von welchen Thieren ich es also zunächst unentschieden lassen muss, welcher Art ihre wahrscheinlich rudimentären Zapfen sind. Vollständig zapfenlos ist aber die Retina der Fledermäuse, des Igels, des Meerschweinchens, der Maus und des Maulwurfs. Später zu erwähnende Gründe gaben mir Veranlassung, die Untersuchung gerade dieser Thiere vorzunehmen, welche darin untereinander übereinstimmen, dass sie die Dämmerung oder Nacht dem Tage vorziehen, oder wie die Maulwürfe in unterirdischen Höhlen leben, die sie nicht leicht freiwillig verlassen. Das Mosaik der percipirenden Elemente, wie es Flächenansichten zeigen, ist bei diesen Thieren ein vollständig gleichmässiges und stimmt mit dem Mosaik der Stäbchen anderer Säugethiere überein, wie Fig. 4 a auf Taf. VII von Vespertilio, Fig. 5 vom Meerschweinchen zeigen. Andeutungen von Zapfen fehlen gänzlich, sowohl im Hintergrunde des Auges wie an der ora serrata. Das Meerschweinchen allein zeigt hie und da dunklere Flecke zwischen den Stäbchen, welche wie Lücken aussehen und vielleicht als letzte Andeutungen von Zapfen gelten können. Dabei fiel mir bei diesem Thiere, und später auch bei der Maus auf, dass in der Mitte jedes Stäbchenkreises bei einer Einstellung des Mikroskopes, welche nicht mehr der freien Endfläche, sondern einer etwas tieferen Region des Stäbchens entspricht, eine kurze feine Linie zum Vorschein kommt, ein etwas in die Länge gezogener Punkt, über dessen Bedeutung ich mir keinen Aufschluss verschaffen konnte.

Dass die percipirenden Elemente dieser Thiere in jeder Beziehung mit den Stäbchen anderer Säugethiere übereinstimmen, lehren frisch gefertigte und erhärteten Präparaten entnommene Durchschnitte. Solche sind nach Ueberosmiumsäure-Behandlung in Fig. 6 Taf. VII vom Igel, Fig. 4 b von Vespertilio dargestellt. Es ist nur eine Art

von Elementen in der Stäbchenschicht und nur eine Art von äusseren Körnern vorhanden, welche sich zugleich mit den von ihnen ausgehenden und an der Zwischenkörnerschicht endenden Fasern durchaus wie Stäbchen und ihre zugehörigen Theile verhalten. Ganz ungewöhnlich lange Stäbchen bietet die Ratte dar, deren frisch abgehobene und mit der Chorioidealfläche nach oben gelegte Retina einen auffallend deutlichen Atlasglanz mit röthlichem Schimmer zeigt, ähnlich wie die Retina der Eule und des Frosches. Was die Dicke der Stäbchen betrifft, so fand ich die feinsten bei der Ratte, nicht mehr als 0,001 Mm. betragend, beim Igel mass ich 0,0014 Mm., bei den Fledermäusen 0,0016—0,002 Mm., und ebenso bei dem Meerschweinchen, der Maus und dem Maulwurf.

Unter den übrigen Wirbelthieren stimmt, was den Wechsel von Stäbchen nnd Zapfen und die Elemente der äusseren Körnerschicht betrifft, die Retina der Knochen-Fische am meisten mit der der Säugethiere überein. Haie und Rochen besitzen, wie bereits Leydig [1]) und H. Müller [2]) angegeben haben, nur einerlei Elemente in der Stäbchenschicht, welche, wie ich mich wiederholt an frischen Thieren überzeugte, Stäbchen und keine Zapfen sind. Petromyzon fluviatilis hat ebenfalls nur eine Art percipirender Elemente. Ich habe dieselben früher von der Fläche gezeichnet, wage jedoch, da mir neuere Untersuchungen fehlen, jetzt keine Entscheidung, ob es Stäbchen, wie mir am wahrscheinlichsten vorkommt, oder Zapfen sind H. Müller glaubte früher bei diesem Fisch nur Zapfen gesehen zu haben (VIII, p. 27 Anm.), welcher Angabe sich Leydig [3]) anschliesst. Nach späterer Untersuchung von P. marinus ist er zweifelhaft, ob hier nicht Stäbchen und Zapfen in gewöhnlicher Vertheilung vorkommen [4]). Hier können nur frische Exemplare entscheiden und an solchen ist die Frage wieder aufzunehmen. Von Ganoiden besitzen wir nur einige Angaben über die Retina des Stör's [5]), deren percipirende Elemente nach Leydig's Abbildung mehr Stäbchen wie Zapfen gleichen.

Die Knochenfische empfehlen sich zur Darstellung der Zapfen-

---

1) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie etc. der Rochen und Haie 1852, p. 24.

2) Zeitschr. f. wiss. Zoologie VIII, p. 26.

3) Lehrbuch der Histologie p. 238.

4) Ueber d. Auge d. Chamaeleon p. 25 Anm.

5) Bowmann on the Eye, p. 89. — Leydig, Anatom. histolog. Unters. über Fische und Reptilien, p. 9, Taf. I, Fig. 6.

fasern vornehmlich. Dies mag mit der bekannten ausserordentlichen Grösse der Zapfen zusammenhängen und beruht zum Theil auf grösserer Resistenz der von letzteren ausgehenden Fasern und einer minder innigen Verklebung der Elemente der äusseren Körnerschicht untereinander. H. Müller kannte die dicken Zapfenfasern vom Barsch und bildete sie mit ihrer kegelförmigen Anschwellung an der Zwischenkörnerschicht ab. Ich habe dieselben schon vor Jahren ebenfalls vom Barsch mittelst sehr dünner Chromsäurelösungen ($^1/_{25}$—$^1/_{50}$ %) isolirt, und meine damaligen Zeichnungen in Fig. 10 und 11 auf Taf. IV hier mitgetheilt. Die innige Verbindung der Zapfenfasern mit der Zapfenkörnerschicht, welche bei Fischen ein sehr deutliches bindegewebiges Stützfaserwerk enthält mit eingebetteten Bindegewebskernen, liess mich damals annehmen, dass die Zapfenfasern ebenfalls zu dem Stützfasergewebe gehören müssten und in der äusseren Körnerschicht eine ähnliche Rolle spielten, wie die längeren radiären Stützfasern in den übrigen Schichten der Retina. Mit der Entdeckung der von den Zapfen der fovea centralis der menschlichen Retina ausgehenden ganz ähnlichen, ebenfalls an der Zwischenkörnerschicht angeschwollen endigenden Fasern änderte sich meine Ansicht über die Natur der Zapfenfasern, über deren nervöse Beschaffenheit bei den Fischen ebenso wie beim Menschen ein Zweifel jetzt nicht mehr obwalten kann. Figur 10 und 11 zeigen neben den Zapfen auch die Stäbchen mit ihren auf längere Strecke erhaltenen feinen varikösen Fasern, welche in der äusseren Körnerschicht mit kleinen glänzenden Stäbchenkörnern zusammenhängen. Das innere Ende der Stäbchenfasern blieb mir damals unbekannt. Erst durch die Anwendnng der schon vielfach gerühmten Ueberosmiumsäure erhielt ich deutliche Bilder von ihnen, welche nach ihrer Eigenthümlichkeit nicht wenig dazu beitrugen, mich von der, abgesehen von ihrer Dicke, wesentlich gleichen Beschaffenheit der Stäbchen- und Zapfenfasern zu überzeugen. Präparate, wie die in Fig. 8 und 9 von der Retina des Hechtes abgebildeten, die ausserordentlich leicht zu gewinnen sind, geben den Zusammenhang der Stäbchen und Zapfen mit den Elementen der äusseren Körnerschicht, die auch hier in Stäbchen- und Zapfenkörner zerfallen, in voller Klarheit zur Anschauung. Die Stäbchenfasern können hier eine messbare Dicke zeigen, und die spindelförmige Anschwellung, welche ihr Ende an der Zwischenkörnerschicht einnimmt, erreicht einen Durchmesser, wie ich ihn sonst nicht zu Gesicht bekam. In ihr bilden sich unter Umständen

(Fig. 8) dieselben vacuolenartigen Räume aus, die auch das Ende der Zapfenfasern bezeichnen, so dass beiderlei Enden von genau demselben eigenthümlichen Aussehen, sich nur noch durch die Grösse unterscheiden.

Die Osmiumfärbung der Zapfenenden habe ich auch nirgends intensiver als bei Fischen gesehen, an ihr nehmen oft auch die Stäbchenfaserenden Theil (Fig. 9). Ganz ähnliche Bilder wie Esox lucius gewährt die Retina von Cyprinus barbus (Fig. 6 und 7). Hier gelang es mir auch in sehr dünnen Lösungen der Ueberosmiumsäure die Kerne in den Zapfenkörnern wie bei Säugethieren und die feinen Varikositäten der Stäbchenfasern darzustellen (Taf. IV Fig. 6).

Von dem Typus der Säugethier- und Fischretina weicht der Bau der Vogel-, Reptilien- und Amphibien-Retina in eigenthümlicher Weise ab. Legen wir das Mengenverhältniss von Stäbchen und Zapfen, wie es die menschliche Retina mit Ausnahme des gelben Fleckes zeigt, als Paradigma zu Grunde, so finden wir nach Obigem eine fast vollständige oder annähernde Uebereinstimmung mit demselben bei Affen, Pferd, Rind, Schaaf, Hund, Katze und den bisher untersuchten Knochenfischen, mit Hinneigung dazu, die Zahl der Stäbchen auf Kosten der Zapfen zu vermehren, welche Veränderung endlich zu vollständigem Schwund der Zapfen führt, durch Kaninchen und Ratte zu Meerschweinchen, Fledermaus, Igel, Maus und Maulwurf unter den Säugethieren, Haifischen und Rochen unter den Fischen, bei denen die Stäbchen allein übrig geblieben sind. Die Elemente der äusseren Körnerschicht halten mit diesen Verschiedenheiten durchaus gleichen Stand, überall sind die grösseren Zapfenkörner von den kleineren Stäbchenkörnern zu unterscheiden, und überall verbinden sich mit ersteren dicke, mit letzteren dünne Fasern, die beide über die Zwischenkörnerschicht nicht hinaus verfolgt werden können, an welcher die Zapfenfasern sich in eine Anzahl feiner Fäserchen auflösen, die Stäbchenfasern aufhören, ohne dass über ihr weiteres Schicksal bisher ein Aufschluss gewonnen werden konnte. In der Retina der Vögel dagegen nimmt die Zahl der Zapfen gegen die der Stäbchen der Art zu, dass das Mengenverhältniss beider sich geradezu umkehrt, ja für die Stäbchen oft noch ungünstiger wird wie für die Zapfen bei den Säugethieren. Mit anderen Worten die Retina der Vögel nähert sich bezüglich der Vertheilung von Stäbchen und Zapfen dem gelben Fleck des Menschen, indem die Zapfen die Stäbchen mehr und mehr verdrängen. In

gleicher Weise ist die Retina der Reptilien (beschuppten Amphibien) gebaut. Bei der Schildkröte der der Vögel ganz ähnlich, verliert sie bei den Eidechsen die Stäbchen ganz, die auch den Schlangen durchweg zu fehlen scheinen. Wie die Fledermäuse und einige andere nächtliche Säugethiere und die Plagiostomen, wahrscheinlich auch die Cyclostomen unter den Fischen das eine Extrem nach der Richtung der Stäbchenentwicklung repräsentiren, neigt sich also die Retina der Vögel und Reptilien dem anderen zu, der ausschliesslichen Entwickelung der Zapfen, wie am Orte des directen Sehens in der menschlichen Netzhaut.

Zapfen und Stäbchen lassen sich bei Vögeln zunächst nach ihrer Form namentlich nach den stärker lichtbrechenden Aussengliedern unterscheiden, so dass, auch wenn wir auf dieses Merkmal allein angewiesen wären, nicht leicht eine Verwechselung vorkommen dürfte. Die Aussenglieder der Stäbchen sind an beiden Enden gleich dicke, cylindrische Stäbe von dem bekannten Glanz (Taf. IV, Fig. 12 bb vom Huhn, 16 b vom Falken), die der Zapfen dagegen (ebenda cc) nach aussen conisch zugespitzte weniger glänzende, zugleich meist sehr feine und äusserst vergängliche Gebilde, deren Länge sich selbst im ganz frischen Zustande schwer genau bestimmen lässt. Ein sehr characteristisches und eigenthümliches Merkmal erhalten aber die Zapfen der Vögel durch den wie es scheint ausnahmslos ihnen zukommenden Besitz eines in sie eingelagerten kugligen Körpers, welcher meist eine gelbe oder rothe Farbe besitzt. Derselbe hat seinen Sitz an der Grenze von Innen- und Aussenglied, an der Spitze des ersteren, welches er hier nach seinem ganzen Durchmesser ausfüllt, so dass kein Licht in das Aussenglied gelangen kann, welches nicht die Kugel passirte (Taf. IV Fig. 12 vom Huhn). Nur wenige Kugeln sind farblos, die bei weitem meisten gelb, hellgelb bis orange in vielen Abstufungen, einige in regelmässiger Vertheilung zwischen den gelben stehende tief rubinroth. Ihr Farbstoff löst sich in Alcohol und Terpenthinöl, scheint also fettiger Natur zu sein, und ist mit einer wahrscheinlich eiweissartigen, in den genannten Flüssigkeiten unlöslichen Grundlage verbunden. Obwohl schon Pacini, Hannover und Vintschgau bekannt, verdanken wir, was Lage und Vertheilung dieser für die Vogelretina so characteristischen, zwar bei Reptilien und Amphibien sich wiederholenden aber bisher bei keinem Säugethier und keinem Fisch beobachteten Pigmentkugeln betrifft, erst H. Müller, welcher nachwies, dass es allein die Zapfen

seien, welche mit diesen eigenthümlichen Gebilden ausgerüstet erscheinen, sowie dass dieselben ihre Lage immer an der Grenze von Innen- und Aussenglied haben. Nur darin dürften H. Müllers Angaben einer Correctur bedürfen, dass die Aussenglieder der Zapfen nicht wie die der Stäbchen cylindrische Gebilde sind, sondern wie bei allen anderen Thieren, wenigstens soweit ich finde, auch bei den Vögeln eine conische Gestalt mit nach aussen gerichteter oft sehr feiner Spitze besitzen. Eine merkwürdige Abweichung bieten dann einige Zapfen z. B. der Taubenretina dar, deren Kenntniss wir ebenfalls H. Müller verdanken (l. c. Taf. II, Fig. 18 e), welche darin besteht, dass das Innenglied unterhalb der Pigmentkugel mehr oder minder weit noch mit einer diffusen Ablagerung von Pigment erfüllt ist. Eine solche kommt bei den rothen Zapfen des Augenhintergrundes der Taube vor, und findet sich auf meiner Tafel II Fig. 7 d abgebildet, wo ein Stäbchen und gelbe und rothe Zapfen nebeneinander gezeichnet sind.

Der gefärbten Zapfen wegen gewährt das Mosaik der natürlichen Enden der percipirenden Elemente der Vogelretina ein höchst merkwürdiges und überraschendes Bild. Hannover hat dasselbe vom Huhn zu zeichnen versucht[1]). So elegant seine Zeichnung zu nennen ist, so entspricht sie doch der Natur nicht. Denn es sind im Verhältniss zu den gelben viel zu viel rothe Kreise, und die farblosen Elemente, welche theils Stäbchen, theils Zapfen sind, fehlen in derselben gänzlich. Bei der innigen Verbindung, welche die Zellen des sogenannten Pigmentepithels vermittelst ihrer zwischen Stäbchen und Zapfen hineinreichenden Fortsätze mit diesen letzteren eingehen, missglückt es nicht selten, reine Flächenansichten der pigmentfreien Chorioidealenden der percipirenden Elemente zu erhalten. Bei einiger Ausdauer und vorsichtiger Präparation in einem Schälchen mit Serum gelingt es jedoch gerade beim Huhn leicht, pigmentfreie Stellen zu gewinnen, an denen auch die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen in situ geblieben sind. Immerhin bleibt das Mosaik auf den ersten Blick schwer verständlich. Um mich möglichst vollständig zu orientiren, habe ich von drei verschiedenen Hühnern in ziemlich weit auseinanderliegenden Zeiträumen Zeichnungen des Mosaiks der empfindlichen Elemente entworfen und dabei verschiedene Gegenden der Retina berücksichtigt. Die Zeichnungen,

1) Recherches microscopiques sur le système nerveux 1844, Taf. V, Fig. 68.

welche ich in Fig. 6 a, b, c Taf. II mittheile, stimmen in allen wesentlichen Punkten mit einander überein. Der grössere Theil des Bildes ist eingenommen von gelben Kugeln, deren Durchmesser zwischen 0,003 und 0,005 Mm., und deren Farbe zwischen hellerem und dunklerem citronen- und orangegelb schwankt. Zwischen diesen liegen in regelmässiger Vertheilung, dem ersten Blick auffallend, rubinrothe Kugeln von der Grösse der mittleren gelben. Ihre Lage erinnert sogleich an die der Zapfen zwischen den Stäbchen etwa der menschlichen Netzhaut, da der Zwischenraum zwischen je 2 rothen durchschnittlich dem Durchmesser von 2—4 gelben gleicht. Aber es sind auch farblose Elemente da, und über diese orientirt man sich am schwersten. Ein Theil derselben blasst allmählich aus den gelben ab, wenigstens sind an manchen Stellen der Retina des Huhnes Uebergänge zu sehen. Es sind diese Elemente mit Ausnahme der ora serrata meist von geringem Durchmesser, ihre Vertheilung ist eine unregelmässige und ich will hier gleich erwähnen, dass es Zapfen sind, wie die bisher beschriebenen, aber mit fast oder ganz farbloser Kugel an der Grenze vom Innen- und Aussenglied. Alle diese Elemente, die farbigen wie die farblosen, zeigen bei aufmerksamer Betrachtung während des Hebens des Mikroskoptubus über den gefärbten (oder ungefärbten) Kreisen schwebende concentrische kleinere Kreise von glänzender Beschaffenheit, deren jeder bei fortgesetztem Heben in einen Lichtpunkt ausgeht. Es beruht dies Bild auf der successiven Einstellung immer höherer Theile der Aussenglieder der Zapfen. Die andere Art der farblosen Kreise, welche das Mosaik der percipirenden Elemente enthält, zeichnet sich durch eine ansehnlichere und gleichmässige Grösse aus, und kehrt in regelmässigen Entfernungen wieder, etwa gleich denen, in welchen die rothen Zapfen stehen. Diese stellen sich am deutlichsten dar bei hoher Einstellung und zeigen keinen concentrisch gelagerten kleineren Kreis in der Mitte. Es sind dies die Stäbchen. Eine umständliche Vergleichung des beschriebenen Mosaiks mit Profilansichten der in verschiedener Weise isolirten Elemente lässt diese Deutung zur vollen Gewissheit werden. Das Verhältniss ist demnach das, wie es oben für die Vogelretina als charakteristisch angegeben wurde, die Zapfen stehen gedrängt und zahlreich wie die Stäbchen der menschlichen Retina, die Stäbchen dagegen haben, wenn wir den Vergleich festhalten wollen, den Platz der Zapfen eingenommen. Dieses Bild ist an allen Stellen der Retina des Huh-

nes wesentlich das Gleiche, höchstens den Rand der ora serrata ausgenommen, wo die Farbstoffkugeln der Zapfen verbleichen. Ebenso ist es bei der Ente. Von einer fovea centralis, wie sie H. Müller bei mehreren Vögeln entdeckt hat [1]), oder einer sonst besonders ausgezeichneten Stelle der Retina habe ich bei beiden Vögeln Nichts gefunden.

Auch bei der Taube gleicht das Mosaik wesentlich dem beschriebenen. Aber hier scheidet sich die Retina, wie sofort beim Ablösen derselben auffällt, vorausgesetzt, dass nicht das schwarze Pigment an ihrer Chorioidealseite haften blieb, in eine gelblich und eine röthlich durchscheinende Hälfte [2]). Erstere ist diejenige, welche das Pecten enthält, letztere die laterale, beim Sehen nach vorn allein in Betracht kommende. Fig. 7 a stellt das Mosaik aus der röthlichen, 7 b, bei gleicher Vergrösserung gezeichnet, das aus der gelblichen Hälfte dar, und es springt sofort in die Augen, dass in der seiner Lage nach bevorzugten Hälfte die Durchmesser der Zapfen geringer, die gelben Pigmentkugeln intensiver gefärbt sind, als in der anderen. Dazu kommt dann noch die verhältnissmässig grössere Zahl von Stäbchen in der heller gefärbten Partie. Die oben bereits erwähnten diffus rothpigmentirten Zapfen (Fig. 7 d) finden sich auch nur in dem dunkleren Theil der Retina. Einen sehr interessanten Anblick gewährt die Taubenretina, wenn es gelingt, beim Abheben derselben, am besten in einem Schälchen mit Serum, auf eine gewisse Strecke das schwarze Pigment in unverrückter Verbindung mit den Stäbchen und Zapfen zu erhalten. Blickt man von oben auf eine solche von unten gut beleuchtete Stelle, so gewahrt man zunächst (Fig. 7 c) auf dunklem Grunde regelmässig vertheilte Lichtpunkte, es sind das die mit ihren peripherischen Enden das Pigment durchsetzenden und daher hellbeleuchtet durchscheinenden Stäbchen. Zwischen diesen nimmt man verschieden deutlich je nach der Intensität des schwarzen Pigmentes die rothen und gelben Elemente wahr.

Mehrmals bemerkte ich an dem eben geöffneten, ganz frischen Auge der Taube ziemlich genau im hintern Pol die Andeutung einer fovea centralis. Natürlich suchte ich zu ergründen, welche von den ver-

---

1) Ueber das ausgedehnte Vorkommen einer dem gelben Fleck der Retina entsprechenden Stelle bei Thieren. Vorläufige Notiz in der Würzburger naturwissenschaftlichen Zeitschrift 1861, Bd. II. p. 139.

2) H. Müller l. c. VIII, p. 41.

schiedenen percipirenden Elementen hier ihren Sitz aufgeschlagen haben. Bei Betrachtung von der Chorioidealseite konnte ich jedoch die bezügliche Stelle nicht mit Sicherheit wiederfinden, woraus ich schliesse, dass eine wesentliche Abweichung in dem Mosaik der Zapfen und Stäbchen an dieser Stelle der Taubenretina nicht stattfinde.

Von viel deutlicherer Entwickelung ist die fovea centralis der Krähe, und die in jedem Auge doppelt vorhandene des Falken. H. Müller hat die Existenz dieser beiden foveae centrales angezeigt [1]), aber von der Natur der an ihnen befindlichen percipirenden Elemente Nichts gemeldet [2]). Bei der Mannigfaltigkeit der percipirenden Elemente in der Vogelretina, deren wir vier verschiedene Arten unterscheiden können, 1) gelbe, 2) rothe, 3) farblose Zapfen und 4) Stäbchen, und bei der Schwierigkeit, diese Unterschiede physiologisch zu begründen, musste die Beantwortung der Frage, welche von diesen Elementen an den zum Fixiren, zum schärfsten Sehen bestimmten Stellen der Retina vorwiegen, von der grössten Bedeutung sein. Die Sache ist folgende. Die beiden foveae eentrales, die hintere und die seitliche, verhalten sich bei Falco buteo gleich. Die percipirende Schicht enthält in ihnen nur gelbpigmentirte Zapfen von ausserordentlich kleinem Querschnitt des Chorioidealendes (Taf. II, Fig. 9 b). Die Elemente sind in grosser Regelmässigkeit angelagert und alle von vollkommen gleicher Art. Ich hatte das Glück die Stellen der Retina, in welchen die foveae liegen, zusammen mit dem schwarzen Pigment ablösen zu können. Dasselbe hinderte durchaus nicht die Erkennung der natürlichen Querschnitte der percipirenden Elemente, gewährte vielmehr die Garantie, dass Alles in der natürlichen Lage geblieben

---

1) Ueber das Auge des Chamaeleon p. 11.

2) Dass H. Müller eine grössere Arbeit über die Retina der Vögel vorbereitete, geht aus mehreren seiner letzten Mittheilungen hervor. Das Einzige, was sich in diesen letzteren über den feineren Bau der foveae centrales des Vogelauges findet, beschränkt sich auf die kurze Angabe (Würzburger Zeitschr. etc. Bd II, p. 140): „Bei sehr vielen Vögeln wenigstens ist eine exquisite fovea centralis vorhanden, mit dem charakteristischen Bau der dickeren Netzhaut in der Umgegend: bogenförmiger Verlauf der Nervenfasern, Anhäufung der Ganglienzellen zu mehreren Schichten, schiefer Verlauf der Fasern in der Körnerschicht, beträchtliche Länge und Feinheit der percipirenden Elemente in der Stäbchenschicht. Auch hier sind zweierlei Faserungen in der Körnerschicht durch den verschiedenen Verlauf charakterisirt. Dieser wunderbare Apparat ist namentlich bei Raubvögeln prachtvoll entwickelt.“

ist, was ohne die Verbindung mit dem Pigment kaum zu erreichen wäre. So sieht man denn in Fig. 9 b nur die äussersten Enden der Aussenglieder der Zapfen, welche bis in den nicht mehr pigmentirten Theil der Pigmentzellen hineinragen, und somit durch Beleuchtung von unten, und zwar wegen der darunter liegenden gelben Pigmentkugeln mit gelber Farbe, deutlich werden. Der Durchmesser derselben beträgt hier etwa 0,001 Mm. Die erste Veränderung im Mosaik am Rande der fovea centralis besteht in dem Hinzutreten dünner farbloser Elemente und zwar Stäbchen, wie Fig. 9 c zeigt. Der Durchmesser derselben ist anfangs wenig grösser als der der Zapfen, nimmt jedoch schnell zu bis zu dem 4fachen der Zapfenenden (Fig. 9 a), während welcher Veränderung dann auch die rothen Zapfen zwischen den gelben sich einstellen, so dass sehr bald im Umkreise der fovea centralis das Bild wie Fig. 9 a zu Stande kommt, und nun bis zur ora serrata unverändert bleibt, wo endlich durch Zunahme des Durchmessers der Zapfenstäbchen und Abblassung des gelben Pigmentes, auch durch Abnahme des schwarzen ein Mosaik wie Fig. 9 d zum Vorschein kommt. Farblose Zapfen habe ich in der Retina des Falken nicht beobachtet.

Sehr ähnlich ist die Retina der Krähen gebaut, deren ich zwei Arten untersuchte, Corvus cornix und corone. Die einfache fovea centralis liegt im Hintergrunde des Auges. Die Umgegend derselben bis zur ora serrata bietet bei Betrachtung des von dem Pigment bedeckten Mosaiks der Stäbchen und Zapfen das Bild wie Fig. 8 ¹, welches fast genau mit 9 a vom Falken übereinstimmt. Aber der Unterschied des Mosaiks an der fovea beschränkt sich hier auf eine Abnahme in der Dicke der Stäbchen (Fig. 8 ²), so dass die Zapfen näher aneinander liegen. Aber bis zum Verschwinden der Stäbchen, wie in der fovea des Falken, scheint es bei der Krähe nicht zu kommen. Auch die rothen Zapfen erhalten sich zwischen den gelben, so dass die fovea der Krähe einen Bau darbietet, wie der Rand der fovea des Falken, wo die Stäbchen zwar noch dünn aber doch zwischen den gelben Zapfen bereits deutlich sind und die Entwickelung der rothen Zapfen eben begonnen hat. Wenn wir, wozu aller Grund vorliegt, die foveae centrales des Falken für die für feine Perception am günstigsten organisirten Stellen unter den hier in Vergleich gezogenen Vogelnetzhäuten halten müssen, so würden wir also die gelben Zapfen mit möglichst dünnem Chorioidealende für die besten unter den percipirenden Elementen der Vogelretina zu erklären haben.

Aber wie es unter den Säugern Thiere giebt, deren Retina jede Spur von Zapfen fehlt, so ist auch bei Vögeln das Verhältniss von Stäbchen und Zapfen nicht überall dasselbe. Von dem für die Vogelretina charakteristischen Ueberwiegen der Zapfen über die Stäbchen machen, wie ich gefunden habe, eine sehr bemerkenswerthe Ausnahme die Eulen. Hier treten die Stäbchen der Art hervor und die Zapfen so zurück, dass das Verhältniss beider zueinander sich geradezu umkehrt, und da die Stäbchen ausserordentlich lang, die Zapfen aber sehr kurz sind, so erreichen letztere gar nicht die Chorioidealenden ersterer und das Mosaik der percipirenden Elemente gleicht, indem es nur aus Stäbchenenden besteht, dem der Fledermaus. Ich konnte drei Eulenarten lebend untersuchen, Strix aluco, noctua und flammea und fand alle drei darin übereinstimmend, dass die Zapfen zwischen den Stäbchen kaum wahrzunehmen sind. Die Stäbchen haben bei den Eulen eine enorme Länge, ihre Verbindung mit dem schwarzen Pigment ist eine sehr wenig innige, so dass ganz entgegen dem Verhalten anderer Vögel die Retina sich fast überall ohne Pigment abhebt. Dieselbe bietet in sehr ausgezeichnetem Grade den röthlichen Atlasglanz dar, der sich bei einer ungewöhnlichen Länge der Stäbchen auch bei den Säugethieren einstellt. Das Mosaik der Stäbchen scheint ein ganz gleichförmiges, ununterbrochenes zu sein (Fig. 11 a, Taf. II), aber bei der grossen Länge der Stäbchen fallen sie gern in Bündel auseinander, so dass Spalten und Zwischenräume zwischen ihnen entstehen (Fig. 11 b). Aber von Zapfen sieht man Nichts. Erst nach dem Umlegen der Stäbchen oder der Entfernung der Aussenglieder derselben, oder nach Anwendung eines Deckgläschens gewahrt man Elemente mit blassgelben Pigmentkugeln zwischen den Stäbchen; dies sind die Zapfen. Nur bei einer jungen Eule, deren Species nicht zu bestimmen war, konnte ich ohne weiteres im Mosaik der Stäbchenenden die Lage der Zapfen an dunkleren Flecken erkennen (Fig. 10 a), welche sich wie Lücken ausnahmen, in welchen dann nach Entfernung der stark lichtbrechenden Aussenglieder die blassgelben Kugeln zum Vorschein kamen. Rothe Pigmentkugeln fehlen den Eulen gänzlich, auch die wenigen gelben erblassen gegen die ora serrata hin zu vollständig farblosen Kugeln. Erinnern wir uns nun der obigen Angabe, dass die Retina der nächtlichen Säugethiere durch das gänzliche Fehlen der Zapfen ausgezeichnet ist, so können wir uns des Gedankens nicht erwehren, dass bei den Eulen das

Zurücktreten der Zapfen, das Erbleichen ihrer Pigmentkugeln und das Ueberwiegen der Stäbchen ebenfalls mit der Vorliebe dieser Thiere für die Dämmerung und mit ihrer Lichtscheu zusammenhänge. Es muss somit von grossem Interesse sein, die Retina auch anderer Nachtvögel, z. B. der Caprimulgus-Arten auf ihre percipirende Schicht zu untersuchen, wozu sich mir bis jetzt keine Gelegenheit geboten hat.

Unsere Kenntniss der Retina der Reptilien ist leider sehr dürftig. Von den Schildkröten melden Hanover[1]), Nunneley[2]) und Leydig[3]), welche frische Thiere untersuchten, dass ihre Retina sich eng an die der Vögel anschliesse, insofern in der percipirenden Schicht in ähnlicher Vertheilung wie dort drei Arten von Fettkugeln, rothe, gelbe und farblose vorkommen. Ueber Eidechsen finde ich bei Leydig (l. c. p. 97) eine Angabe, dass nämlich in der Stäbchenschicht (bei Lacerta agilis) zweierlei Elemente zu unterscheiden seien, schlanke mit einem intensiv gelben Fetttropfen und breite, kegelförmige, deren Spitze von einem mehr diffusen gelben Pigment eingenommen sei. Anguis fragilis hat nach Leydig (l. c.) und H. Müller[4]) nur Zapfen in der Retina, nach ersterem mit ungefärbten Fetttropfen versehen. Ebenso verhält sich nach Leydig die Ringelnatter, doch scheinen hier Fetttropfen, gefärbte oder ungefärbte zu fehlen. Die percipirenden Elemente haben eine kegel- oder birnförmige Gestalt und gleichen in der Abbildung (Leydig l. c. Taf. IV, Fig. 35) durchaus Zapfen. Eine sehr genaue Arbeit über sämmtliche Schichten der Retina des Chamäleon verdanken wir H. Müller[5]). Nach derselben besitzt diese Eidechse in der percipirenden Schicht nur eine Art von Elementen, welche als Zapfen angesprochen werden müssen. Aber da Müller keine frischen Exemplare zu Gebote standen, bleibt die Frage nach ihrer etwaigen Pigmentirung unentschieden. Von hohem Interesse ist die schon Sömmering bekannte aber erst von H. Müller genauer gewürdigte Thatsache, dass das Chamäleon ungefähr an derselben Stelle wie der Mensch in der Retina eine fovea centralis besitzt. Eine solche soll nach Albers auch der Riesenschildkröte zukommen und zwar mit einem gelben Saume, wie denn die Angabe von dem

1) Recherches etc., p. 47. — Müller's Archiv 1843, p. 314.

2) Quarterly Journal of microscopical science Vol. VI, 1858, p. 224, 230.

3) Untersuchung über Fische und Reptilien, p. 97.

4) l. c. VIII, p. 35.

5) Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschrift Bd. III, 1862, p. 10.

Vorkommen einer macula lutea oder fovea centralis sich noch für einige andere Reptilien wiederholt[1]), ohne dass bisher volle Gewissheit erreicht ist. H. Müller hat gezeigt, dass die Zapfen des Chamäleon gegen die fovea hin und an ihr selbst sich bedeutend verdünnen und zugleich verlängern. Auch beobachtete derselbe den Zusammenhang der Zapfen mit Zapfenkörnern unterhalb der Membr. limitans externa und mit Zapfenfasern, welche von der fovea centralis aus innerhalb der äusseren Körnerschicht eine ähnlich schief einwärts divergirende Richtung einschlagen, wie ich oben beim Menschen beschrieben habe. Das Ende der Zapfenfasern blieb H. Müller unbekannt. Endlich sind hier die Angaben eines Engländers, Hulke, anzuführen, der neuerdings die Amphibien- und Reptilien-Retina zum Gegenstande einer besonderen Arbeit gemacht hat[2]). Die von ihm untersuchten Thiere sind Coluber natrix, Anguis fragilis, Gecko, Testudo graeca, Terrapene europaea und Chelonia mydas. In einem Nachtrage wird der Retina von Chamäleon gedacht. In der Unterscheidung von Stäbchen und Zapfen ist der Verfasser nicht ganz zuverlässig, da er z. B. bei Anguis fragilis beiderlei Elemente findet, während hier entschieden nur Zapfen vorkommen. Sonst findet sich manches beachtenswerthe in seinen Angaben. Die Zeichnungen lassen allerdings sehr viel zu wünschen übrig.

Was ich von der percipirenden Schicht der Reptilien-Retina gesehen habe, beschränkt sich auf die frischen Augen von Lacerta agilis, viridis und Anguis fragilis und auf einige leidlich erhaltene in Spiritus conservirte grössere Schlangen. Lacerta hat ansehnliche, intensiv gelb pigmentirte Zapfen, deren Mosaik in Verbindung mit dem schwarzen, sogenannten Chorioidealpigment, welches beim Abheben der frischen Retina in Serum wie bei den Vögeln gern haften bleibt, einen Anblick wie Fig. 12 Taf. II gewähren. Es sind, wie Leydig bemerkt, schlankere und dickere, mehr conische Elemente, die aber beide unzweifelhaft als Zapfen anzusprechen sind. Erstere enthalten, wie meine Zeichnung Fig. 12 a lehrt, an dem oberen (äusseren) Ende des Zapfenkörpers eine sehr tief citronengelbe Pigmentkugel, letztere an derselben Stelle eine ähnliche, meist etwas

---

1) Vergl. Joh. Müller zur vergl. Physiologie des Gesichtssinnes p. 103.

2) Aus dem Royal London Ophthalmic Hospital Reports in das Französische übersetzt in dem Journal de la physiologie v. Brown-Sequard Tom. VI. Nr. XXIV, publicirt im December 1865, p. 524 und 704.

blassere, und sind ausserdem in ihrer Substanz nach einwärts von der Pigmentkugel mit diffusem gelben Pigment erfüllt. Diese Einrichtung erinnert ganz an die Pigmentvertheilung in den rothen Zapfen einiger Gegenden der Taubenretina, welche H. Müller kannte[1]), und die ich in Fig. 7 d Taf. II abgebildet habe. Die Aussenglieder der Zapfen oder die Zapfenspitzen sind verhältnissmässig sehr fein und kurz (Fig. 12 a). Zwischen diesen gelben Zapfen finden sich einzeln farblose Elemente von etwas geringerer Dicke. Das Mosaik (Fig. 12) lässt der Vermuthung Raum, dass dies Stäbchen seien, wie bei den Vögeln. Dem ist jedoch nicht so. Durch Zerzupfen der frischen Retina mit feinen Nadeln gelang es mir, solche farblose Elemente zu isoliren und mich zu überzeugen, dass sie in allen Stücken den Zapfen gleichen, nur statt des gelben einen ungefärbten Fetttropfen enthalten. Die Eidechse hat demnach wie das Chamäleon nur Zapfen in der percipirenden Schicht der Retina, diese allerdings von dreierlei verschiedener Bildung. Wesentlich gleich ist die Retina von Anguis fragilis. Jedoch stimmen in ihr alle Zapfen in der Gestalt mehr überein und entbehren sämmtlich des intensiv gelben Pigmentes. Leydig[2]) meint bei der Blindschleiche nur ungefärbte Elemente gesehen zu haben. Mehrere von mir untersuchte Exemplare liessen keinen Zweifel übrig, dass der grösste Theil der wie bei den Eidechsen in den Zapfen enthaltenen Fetttropfen deutlich gelbe Farbe besass, allerdings von viel geringerer Intensität als bei Lacerta. Hulke (l. c. p. 536) nennt die Farbe dieser Kugeln »hellgrün.« Seine Unterscheidung von Stäbchen und Zapfen bei Anguis vermag ich nicht zu bestätigen.

Von Schlangen bedauere ich, nur Spiritusexemplare gehabt zu haben. An gut conversirten Augen von Spillotes vermochte ich die dicht nebeneinander stehenden ansehnlichen Zapfen zu unterscheiden, zwischen denen schwerlich stäbchenartige Gebilde Platz gefunden haben dürften. Ueber die etwaige Pigmentirung dieser Zapfen können solche Präparate natürlich keinen Aufschluss geben, da die Pigmentkugeln der Zapfen sich überall in Spiritus entfärben. Coluber natrix, die einzige bisher auf die frische Retina untersuchte Schlange entbehrt nach Leydig und Hulke der gefärbten Kugeln in den Zapfen. Noch ist zu bemerken, dass ich bei Ueberosmium-

1) l. c VIII, p. 39, Taf. II Fig. 18 e.

2) Unters. über Fische und Amphibien, p. 97.

säure-Präparaten der Zapfen von Anguis fragilis eine eigenthümliche Differenzirung im Zapfenkörper beobachtete, welche allgemeinere Verbreitung haben dürfte, da auch H. Müller einer offenbar ganz ähnlichen Bildung beim Chamäleon Erwähnung thut (l. c. p. 25). Es ist dies eine im frischen Zustande nicht wahrnehmbare Scheidung eines in der Basis des Zapfens liegenden abgestutzt kegelförmigen Körpers von starkem Lichtbrechungsvermögen; Fig. 2 und 3 auf Taf. VII zeigen solche Körper von Lacerta agilis und Anguis fragilis. Sie kehren ihre breitere Basis der körnigen Aussenhälfte des Zapfenkörpers zu, während das verjüngte andere Ende nach der limitans externa gerichtet ist, diese aber gewöhnlich nicht erreicht. Zellenkernen möchte ich sie nicht vergleichen, wie H. Müller thut, der sie an seinen in Chromsäure aufbewahrten Chamäleonaugen bemerkte. Ich halte sie, falls nachgewiesen würde, dass sie im frischen Zustande existiren, eher für Licht concentrirende Linsen.

Was endlich die Amphibien betrifft, so wissen wir, dass unter Fröschen, Kröten und Salamandern eine grosse Uebereinstimmung der Elemente der Retina herrscht. Zwischen zahlreichen colossalen Stäbchen stehen wenige sehr kleine Zapfen (Taf. IV, Fig. 18 und 19). Diese letzteren bergen an der Grenze von Innen- und Aussenglied eine kleine blassgelbe oder farblose Fettkugel (vergl. H. Müller VIII, Taf. I, Fig. 2, und meine Disquisitiones de retinae structura penitiori, Fig. 4 e), welche ihrer Lage nach genau den Pigmentkugeln der Zapfen von Vogel- und Reptilien-Retina entspricht.

Bei der grossen Differenz, welche bei Amphibien in der Länge von Zapfen und Stäbchen herrscht, war ich begierig das Mosaik der freien Chorioidealenden der percipirenden Elemente zu sehen. Ich habe wiederholt bei Fröschen die in Serum abgehobene Retina mit der Chorioidealfläche nach oben ohne Deckglas mit starken Vergrösserungen betrachtet, dabei das Mosaik der colossalen Stäbchenenden vortrefflich wahrgenommen, von den Zapfen aber nie etwas sehen können. Es wiederholt sich hier dasselbe wie bei der Eulenretina; bei grosser Länge der zahlreicheren Stäbchen können die Chorioidealenden dieser letzteren der Art zusammenschliessen, dass von den kürzeren Zapfen zwischen ihnen Nichts zur Anschauung kommt. Bei den tief zwischen die Stäbchen hineinreichenden Fortsätzen der Pigmentzellen haftet das Pigment oft sehr fest an der Stäbchenschicht. Dies ist kein Hinderniss für die Untersuchung des Stäbchenmosaiks. Denn sind die Pigmentzellen beim Abheben wirklich genau

in der Lage geblieben, so kann man auch beim Frosch wie bei den Vögeln und Reptilien die natürlichen Querschnitte der percipirenden Elemente durch sie hindurchsehen (Fig. 1 b, Taf. VII von Rana temporaria). Es reichen dieselben bis in den äusseren nicht mehr oder schwach pigmentirten Theil der Pigmentzellen. Oft kommt es aber auch vor, dass sich beim Herrichten der Retina das Pigment stellenweise abhebt. Dann erhält man ein Bild wie Fig. 1 a. Durch das Herausziehen der Pigmentscheiden haben aber die Stäbchen ihren Halt verloren, und wenn sie vorher in ganz gleichen Entfernungen von einander lagen, fallen sie jetzt stellenweise auseinander, so dass breitere und schmalere Zwischenräume zwischen ihnen abwechseln. Von den Zapfen sieht man auch jetzt Nichts. Die Stäbchenenden bieten an solchen Präparaten eine eigenthümliche auf concentrische Schichtung deutende Zeichnung dar, welche weiterer Erklärung bedarf.

Ist es nach dem Vorausgegangenen auch bei Vögeln, Reptilien und Amphibien leicht, Stäbchen und Zapfen von einander zu unterscheiden, so schwindet bei diesen Thieren höchst auffallender Weise der Unterschied in den zugehörigen Elementen der äusseren Körnerschicht. Es giebt bei allen diesen Thieren Stäbchen- und Zapfenkörner und Stäbchen- und Zapfenfasern, aber eine Unterscheidung dieser beiderlei die äussere Körnerschicht zusammensetzenden Elemente, wie wir sie bei Säugethieren und Fischen scharf durchführen konnten, hört, so viel ich bis jetzt sehen konnte, bei jenen auf.

Bei den Vögeln ist der Dickendurchmesser der äusseren Körnerschicht verhältnissmässig sehr gering. Wie H. Müller auf Taf. II Fig. 15 seiner grösseren Abhandlung von der Taube zeichnet, so finde ich bei allen von mir untersuchten Tagvögeln in der äusseren Körnerschicht nur 2 oder höchstens 3 Zellen oder Körner übereinander gelagert (Taf. IV Fig. 12 von der Taube Fig. 16 von Falken). Dann folgt sogleich die Zwischenkörnerschicht. Von einer inneren, wesentlich radialwärts faserigen Abtheilung der äusseren Körnerschicht habe ich nie etwas gesehen. Allein bei den Eulen wächst die Dicke der genannten Schicht etwas, indem sie hier bis zu 4 Zellen übereinander bergen kann (Taf. II Fig. 10 c, a—d). Es scheint dies mit der ausserordentlichen Zunahme der Stäbchen bei diesen Thieren zusammenzuhängen, mit deren Häufung auf gegebenem Raume wir auch bei den Säugethieren die äussere Körnerschicht dicker werden sehen. In dieser Schicht nun drängen sich die Körner ganz

ausserordentlich dicht aneinander. Die erste Reihe stösst an die m. limitans externa, und ihre Elemente sind, so viel ich sehen konnte, immer Zapfenkörner; aber auch in der zweiten Reihe müssen viele Zapfenkörner ihr Unterkommen suchen, da die Zapfen an den meisten Stellen zu gehäuft liegen, als dass alle in der ersten Platz fänden. Zwar strecken sich die Zapfenkörner so zu sagen nach der Decke, sie nehmen eine langgezogen lanzettförmige und die unteren eine spindelförmige Gestalt an (Taf. II. Fig. 10 und 11, Taf. IV Fig. 12). Dennoch kommt es vor, dass Zapfenkörner in eine dritte Reihe verwiesen werden. Hier oder in der zweiten befinden sich nun auch die Stäbchenkörner. So schwer es für gewöhnlich ist, zwischen der grossen Menge von Zapfenkörnern mit Stäbchen in Verbindung stehende Körner herauszufinden, so ist mir dies doch bei der Taube Taf. IV, Fig. 12 links) und bei der Eule (Taf. II. Fig. 11a), wo wieder die Stäbchen überwiegen, auf das Sicherste gelungen. Hier konnte ich mich überzeugen, dass weder in der Grösse oder Gestalt derselben, noch in der Beschaffenheit des Kernkörperchens, noch auch in der Dicke der ausgehenden Fasern ein wahrnehmbarer Unterschied zwischen Stäbchen- und Zapfenkorn besteht. Und da ich bei anderen Vögeln auch nie zwei Arten äusserer Körner oder zwei Arten der von ihnen ausgehenden Fasern finden konnte, nehme ich an, dass überhaupt bei Vögeln der Unterschied im Aussehn beider Gebilde sich verwischt, zu welcher Ansicht sich auch schon H. Müller hinneigte (l. c. VIII, p. 43). Stäbchen- und Zapfenfasern haben eine ziemlich gleiche messbare Dicke, beide enden mit einer deutlichen kegelförmigen Anschwellung an der Oberfläche der Zwischenkörnerschicht, wo die Anschwellung sich in Fasern aufzulösen scheint. Die Körner aber, welche unmittelbar an die Zwischenkörnerschicht stossen, pinseln sich so zu sagen direct in die letztere aus (Taf. IV, Fig. 13).

Auch in der, soweit bis jetzt festgestellt ist, stäbchenlosen Reptilienretina beträgt die Dicke der äusseren Körnerschicht häufig nur 2 Körner-Durchmesser (Taf. VII Fig. 2 und 3 von Lacerta agilis und Anguis fragilis), welche Körner natürlich alle Zapfenkörner sind. Die Zapfenfasern sind kaum ein Mikromillimeter (0,001 Mm.) dick und enden wie in allen früheren Fällen an der Zwischenkörnerschicht. Abweichend verhält sich nach H. Müller's Angaben das Chamäleon, bei welchem zu den auch hier wenigen Lagen äusserer Körner eine innere rein faserige Abtheilung der äusseren Körnerschicht hinzugefügt ist, in welcher die Zapfenfasern von der rein radiären

Richtung nach vorwärts abweichen. um sich erst nach längerem Verlaufe der Zwischenkörnerschicht zuzuwenden. Es ist genau dasselbe Verhältniss wie in der Umgegend der fovea centralis des Menschenauges. die innere, faserige Abtheilung der äusseren Körnerschicht reicht beim Chamäleon aber viel weiter nach vorn.

Beim Frosch, wo der Unterschied von Stäbchen und Zapfen bekanntermassen sehr auffällt, ist es mir auch nicht möglich gewesen, eine Verschiedenheit von Stäbchen- und Zapfenkörnern aufzufinden. Hier weichen die Verhältnisse noch dadurch von den gewohnten ab. dass die Stäbchenkörner den Platz unmittelbar an der limitans externa einnehmen. die Zapfenkörner aber in zweite Linie gedrängt werden. Durch Ueberosmiumsäure ist man im Stande die betreffenden Elemente vortrefflich zu isoliren, auch färben sich in dieser Flüssigkeit die faserigen Ausläufer der äusseren Körner an der Zwischenkörnerschicht leicht tief schwarz. Solche Präparate. wie Bruchstücke derselben in Fig. 18 und 19, Taf. IV abgebildet sind, lehren, dass zunächst kein Unterschied in der Beschaffenheit der inneren Fortsetzungen der Stäbchen und Zapfen innerhalb der äusseren Körnerschicht hat aufgefunden werden können. Ich bemerke jedoch, dass die Ueberosmiumsäurelösungen, mit welchen ich bei Fröschen arbeitete, etwas zu schwach gewählt waren. Nachträglich sehe ich, dass bei stärkeren bis 1 % gesteigerten Concentrationsgraden die Gestalt der äusseren Körner auch bei den Fröschen im frischen Zustande mehr die spindelförmige wie bei den Vögeln und Reptilien ist.

Blicken wir noch einmal auf das vorstehend über die Schicht der percipirenden Elemente und die äussere Körnerschicht der Wirbelthier-Retina Gesagte zurück, so geht aus demselben hervor, dass Stäbchen sowohl als Zapfen mit Fasern in Verbindung stehen, welche sich deutlich bis an die Zwischenkörnerschicht verfolgen lassen. Zu diesen Fasern gehört als integrirender Bestandtheil je eine Zelle der äusseren Körnerschicht. Wie aber die Fasern sich in Stäbchen- und in Zapfenfasern scheiden, so sind auch die Stäbchen- und Zapfenkörner in mehrfacher Beziehung verschieden. Aber diese Unterschiede sind nur bei den Säugethieren und Fischen deutlich ausgeprägt, verwischen sich dagegen bei Vögeln, Reptilien und Amphibien. Die Dickenunterschiede in den Stäbchen- und Zapfenfasern, welche für die erstgenannten Thiere ganz constante Geltung haben, schwinden bei den letztgenannten. Merkwürdiger Weise sind diese gerade diejenigen, deren Zapfen fast durchweg gefärbte Pigmentkugeln ent-

halten, durch deren Einfluss die Aussenglieder ausschliesslich mehr oder weniger vollständig monochromatisches Licht erhalten.

Stäbchen- und Zapfenfasern haben alle Eigenschaften von Nervenfasern und zwar von solchen marklosen Fasern, wie sie die Opticusfaserschicht der Retina zusammensetzen. Trotz dieser Gleichheit ist keine Aussicht vorhanden, einen directen Uebergang nachzuweisen. Alles deutet vielmehr darauf hin, dass von der percipirenden Schicht centralwärts zunächst in der Zwischenkörnerschicht eine wesentliche Veränderung mit den Stäbchen- und Zapfenfasern vor sich gehe. Diese besteht nachgewiesenermassen bei den letzteren in einer vielfachen Theilung, so dass die dicke Zapfenfaser sich in eine gewisse noch nicht bestimmbare Zahl feiner Fasern auflöst. Keine breite Zapfenfaser scheint als solche in die Zwischenkörnerschicht einzutreten, und noch viel weniger als solche die innere Körnerschicht zu durchsetzen. Was aus den Stäbchenfasern an der Zwischenkörnerschicht wird, ist minder deutlich zu beobachten. Zwar enden sie, wie es scheint immer, wie die Zapfenfasern mit einer Anschwellung. Es liegt nahe dieser eine ähnliche Bedeutung zu vindiciren, wie derjenigen der Zapfenfasern, und sie demnach als Ausgangspunkt neuer feiner Fasern anzusehen. Und in der That, bei denjenigen Thieren, bei welchen, wie bei den Vögeln, Reptilien und Amphibien der Unterschied von Stäbchen- und Zapfenfasern schwindet, kann diese Bedeutung der Anschwellung direct beobachtet werden. Bei den Fischen sind mir Bilder vorgekommen, welche es nicht unwahrscheinlich erscheinen lassen, dass an den Stäbchenfasern im Kleinen sich wiederholt, was an den Zapfenfasern so deutlich zu verfolgen ist. Aber die enorme Feinheit der Stäbchenfasern bei den Säugethieren und dem Menschen spricht gegen die Annahme, dass auch die Stäbchenfasern noch componirte Gebilde seien, wie es die Zapfenfasern dem Mitgetheilten gemäss sind. Jedenfalls setzen auch bei den letztgenannten Thieren und beim Menschen die Stäbchenfasern ihre radiäre Richtung dem Anscheine nach über die Zwischenkörnerschicht hinaus nicht fort, sondern verlieren sich zunächst entweder als Ganzes oder getheilt mit den Theilsprösslingen der Zapfenfasern zusammen in dem horizontalfaserigen Gewebe der Zwischenkörnerschicht. Erst von hier aus können sie ihren Weg durch die innere Körnerschicht fortsetzen. Dies geschieht, wie ich glaube, nur in Form sehr feiner Fasern. Meine Beobachtungen über die Schichten der Retina einwärts von der Zwischenkörnerschicht sind zwar sehr

lückenhaft. So viel glaube ich aber behaupten zu können, dass für gewöhnlich dickere Nervenfasern, wie sie als Zapfenfasern aussen und als Optikusfasern innen vorkommen, in den Zwischenschichten fehlen. Daraus würde denn hervorgehen, dass von innen nach aussen gerechnet, wie auch Ritter[1]) ausführt, zunächst die Ganglienzellen die Zerspaltung der dickeren Opticusfasern übernehmen. Das Verhältniss wäre ähnlich, aber der Richtung nach umgekehrt wie nach Deiters an den grossen Ganglienzellen der vorderen Hörner des Rückenmarkes. Die Zelle würde aus der Optikusschicht den Axencylinderfortsatz aufnehmen, und peripherisch die fein zerspaltenen verästelten Fortsätze entsenden, welche die molekuläre Schicht in verwickelten Bahnen durchsetzen, in der inneren Körnerschicht in noch gänzlich unbekannte Beziehungen zu deren nervösen Zellen treten, um sich dann hier und in der Zwischenkörnerschicht zu den Stäbchen- und Zapfenfasern zu gruppiren. In letzteren wird jedenfalls wieder ein ganzes Bündel feiner Fasern zusammengefasst, deren Ursprung und Beziehung zu den inneren Körnern und Ganglienzellen aber noch gänzlich in Dunkel gehüllt ist. Wie ich die Verschiedenheit in der Zusammensetzung der Stäbchen- und äusseren Körnerschicht mit Rücksicht auf die Stäbchen und Zapfen bei Tag- und Nachtthieren dargelegt habe, so wären bei denselben Thieren nun auch die inneren Retinalschichten zu durchmustern. Vielleicht dass sich dabei schon eine auf die An- oder Abwesenheit der Zapfen zu beziehende Verschiedenheit ergäbe, welche neues Licht verbreitete. Zunächst aber müssen alle Theorieen über den Verlauf der Nervenfasern durch die inneren Schichten der Retina als vollkommen unsicher bezeichnet werden. So ist auch der von mir gemachte und auf Taf. XV, Fig. 2 dargestellte Versuch, die nervösen Elemente der Retina frei von dem bindegewebigen Stützapparat übersichtlich zu zeichnen, für die Schichten zwischen Ganglienzellen und Zwischenkörnerschicht nur als ein vorläufiger zu betrachten. Allerdings habe ich bei den Vögeln auf das deutlichste bipolaren Nervenzellen gleichende innere Körner gesehen, mit langen varikösen Fädchen in Verbindung, deren Feinheit den Stäbchenfasern der Säugethiere entsprach. Diese verliefen beim Falken, wie Fig. 16 f auf Taf. XI andeutet, schief, während die radiären Stützfasern die rein radiale Richtung einhielten. Aber

1) Die Structur der Retina etc. 1864, pag. 42.

bei den Vögeln verhält sich die innere Körnerschicht in manchen Stücken abweichend von der entsprechenden der Säugethiere und des Menschen. Bei den letztgenannten sind die inneren Körner, soweit sie nicht Kerne der radialen Stützfasern sind (Taf. VIII, Fig. 1, c), weit grösser, und wenn auch immer noch verhältnissmässig arm an den Kern umgebender Zellsubstanz, doch ächten Ganglienzellen ähnlicher. Hier glaube ich auch in einzelnen Fällen mehr als zwei Fortsätze gesehen zu haben. Sonach wäre es möglich, dass, wie Ritter meint, die inneren Körner wenigstens in einzelnen Fällen diedelbe Bedeutung wie die grösseren Ganglienzellen haben. Doch lässt sich gegen die Wahrscheinlichkeit solcher einfacher Wiederholung der Function der grossen Ganglienzellen in einer neuen Schicht Vieles anführen. Gegen den von Henle für die in Rede stehende Schicht vorgeschlagenen Namen der »äusseren gangliösen Schicht« lässt sich gewiss Nichts einwenden, da an der nervösen Natur der betreffenden Zellen nicht zu zweifeln ist, und ihre Aehnlichkeit mit centralen Nervenzellen wenigstens bei Säugethieren und beim Menschen im Vergleich mit den ebenfalls nervösen äusseren Körnern deutlich in die Augen springt. Minder glücklich möchte ich die von Henle eingeführte Trennung der Retina in eine innere nervöse und eine äussere musivische Hälfte nennen, da der letzteren, so passend ihr eine musivische Zusammensetzung nachgesagt wird, die nervöse Natur nicht abgeht, vielmehr in allen ihren Theilen recht ausgesprochen zukommt. Es ist richtig, dass sich die Retina, wie Zerzupfungen erhärteter Präparate lehren, an der Zwischenkörnerschicht leicht in eine äussere und eine innere Hälfte spaltet. Dabei folgt die letztgenannte Schicht meist der inneren Hälfte, weil die radiären Nervenfasern der äusseren Körnerschicht nur durch sehr feine und vergängliche Fäserchen mit der flächenhaft faserigen Zwischenkörnerschicht zusammenhängen. Bei guter Conservirung der Nervenfasern bleibt aber oft die Zwischenkörnerschicht mit der äusseren Körnerschicht verbunden, und die Trennung kommt dann innerhalb der inneren Körnerschicht zu Stande.

Eine sehr merkwürdige Erscheinung sind die von Henle entdeckten Querstreifen an den äusseren Körnern[1]), besser den Stäbchenkörnern, denn den Zapfenkörnern kommen sie nicht zu.

1) Nachrichten v. d. Ges. d. Wiss. z. Göttingen 1864, Nr. 7, p. 121. — Handbuch d. Anatomie II, p. 649.

Ich habe sie bei manchen Säugethieren gesehen und finde, dass sie sich in der Ueberosmiumsäure oft sehr gut erhalten [1]. In Uebereinstimmung mit Ritter [2] vermisse ich sie bei den übrigen Wirbelthieren. Beim Kaninchen sah ich einen Streifen, bei der Katze zwei. Die Erscheinung hat nach der Lichtbrechung der umgebenden Flüssigkeit und noch sonst von mancherlei Umständen abhängig ein verschiedenes Ansehen. Es kommt mir am wahrscheinlichsten vor, dass die Zeichnung ihren Sitz in den Kernen der Stäbchenkörner habe. Denn durch Behandlung mit verdünnten Säuren (Salpetersäure) zerfallen, wie ich finde, diese Kerne in mehrere Stücke, deren Zwischenräume den Querstreifen entsprechen.

Den von Ritter innerhalb der Stäbchen beschriebenen Axencylinder [3], den Ritter'schen Faden, wie er mehrfach genannt worden, muss ich mit Braun, Henle u. A. als ein höchst zweifelhaftes Gebilde ansprechen. Die Stäbchenfaser entwickelt sich vollkommen deutlich aus der Substanz des Innengliedes (Taf. III, Fig. 8 b), aber nicht, wie Ritter meint, aus einem Axenfaden desselben. Von einem solchen habe ich weder an den dicken Stäbchen des Frosches noch an den dünneren anderer Thiere, weder im Innen- noch Aussengliede jemals etwas gesehen. Auf eine faserige Structur der Stäbchen deuten die oben erwähnten zahlreichen Längslinien, welche ganz frische Stäbchen von Rana temporaria in ihren Aussengliedern erkennen lassen (Taf. VII, Fig. 1). Etwas ähnliches lässt die Ueberosmiumsäure an sehr gut conservirten Innengliedern der menschlichen Zapfen hervortreten (Taf. III, Fig. 8 a). Das ist aber auch Alles, was ich von feinerer, auf Faserung deutender Structur an Stäbchen und Zapfen wahrgenommen habe. Zu Gunsten des Axenfadens, dessen Anerkennung Ritter nur temporär gefährdet glaubt, ähnlich dem Schicksal des Axencylinders der markhaltigen Nervenfasern [4], weiss ich keine einzige Beobachtung anzuführen, es sei denn die bereits erwähnte Thatsache, dass mir beim Meerschweinchen und der Maus auffiel, wie bei Einstellung auf das Mosaik der frischen Stäbchen beim Senken des Tubus in gewisser Tiefe eine in jedem Stäbchen scheinbar central gelegene kurze Linie auftrat (Taf. VII,

1) Vergl. Taf. VII, Fig. 8c nach einem Osmiumsäure-Präparat vom Kaninchen.
2) Archiv für Ophthalmologie Bd. XI, Abth. I, p. 89.
3) Ebenda Bd. V, Abth. 2, p. 109.
4) Die Structur der Retina etc. 1864, p. 32.

Fig. 5). Beim Umlegen der Stäbchen konnte ich in denselben nichts Analoges bemerken. Wahrscheinlicher Weise entspricht dieselbe der Zuspitzung des Innengliedes zur Stäbchenfaser. Zu welchen Extravaganzen Ritter durch die Vertheidigung seiner Axenfäden verleitet wird, möge, wer Lust hat, in dessen eben citirter Schrift pag. 31 nachlesen, woselbst u. A. die Behauptung zu finden ist, dass die von H. Müller l. c. Taf. I, Fig. 4 abgebildeten Zapfen der Retina des Frosches »sich kaum anders als centrale Fäden der Stäbchen deuten« lassen.

Eine besondere Erwähnung verdienen hier endlich noch die Pigmentzellen, welche ihrer Lage nach zu der Stäbchen- und Zapfenschicht der Retina gehören und die sogenannte Pigmentepithelschicht der Chorioides darstellen. Für die Vögel und alle Wirbelthiere abwärts überzeugte man sich längst, dass die in Rede stehenden Pigmentzellen sogenannte Scheiden um die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen liefern, indem letztere in diese Pigmentzellen gewissermassen hineingesteckt sind. Weniger allgemeine Verbreitung haben die Angaben gefunden, nach denen auch bei den Säugethieren und beim Menschen ein ähnliches Verhältniss obwaltet, wie u. A. Brücke in seiner classischen anatomischen Beschreibung des menschlichen Augapfels, Berlin 1847, p. 26 andeutet, indem er von den Stäbchen des Menschen sagt, dass sie »in Vertiefungen auf der ihnen zugewendeten Fläche der sechseckigen Pigmentzellen der inneren Auskleidung der Chorioidea eingreifen.« H. Müller gedenkt gleichfalls der die äusseren Enden der Stäbchen aufnehmenden Vertiefungen der Pigmentzellen bei Säugethieren (VIII, p. 50), will diese Bildung aber scharf getrennt wissen von den Pigmentscheiden der übrigen Wirbelthiere. In der That beruht aber der Unterschied allein in der verschiedenen Länge der Pigmentzellenfortsätze, die Natur derselben stimmt, so viel ich gesehen habe, überall überein. Ein jedes Stäbchen und wahrscheinlich auch jeder Zapfen steckt mit seinem Aussengliede in einer Pigmentscheide oder, wie bei den Albinos und am Tapetum, zwischen Fortsätzen der nicht pigmentirten entsprechenden Zellen. Diese Fortsätze sind fein haarförmig und bilden an der Innenfläche der Pigmentzelle einen Busch wie von langen Wimpern, und reichen oft noch viel tiefer zwischen jene Elemente hinein als sie Pigmentmolekeln enthalten. Denn ihre Grundlage ist farb- und körnchenlose Zellsubstanz, in welche die kugligen oder oval-stäbchenförmigen Pigmentkörnchen, am Zellkörper sehr dicht, gegen Ende der

Fortsätze ganz dünn, eingestreut sind. Dieser Bart von zwischen die Stäbchen in zahlloser Menge herabhängenden Fortsätzen, welche fein wie die zartesten Wimpern sind, fehlen auch nicht den pigmentlosen Zellen über dem Tapetum, wo ich sie von der Katze besonders schön sah und auf Taf. VII, Fig. 9. b. P abgebildet habe. Dieselben erreichen aber bei den Säugethieren nicht die Länge wie bei den Vögeln und den übrigen niederen Wirbelthieren. Die Ueberosmiumsäure, welche erhärtet, ohne körnige Gerinnungen zu erzeugen, ist ein vortreffliches Mittel sich von der eigenthümlichen Configuration dieser Zellenfortsätze ein deutliches Bild zu verschaffen. Wie die Figg. 14 und 15 auf Taf. IV von der Taube lehren, handelt es sich dabei um tief zwischen die Stäbchen, jedenfalls bis nahe an die limitans externa heranreichende ebenfalls haarförmige Zellenausläufer, welche in ihrer Hauptsubstanz hyalin, anfangs viele, nach abwärts zu wenige Pigmentmoleküle eingesprengt enthalten, und nach der limitans vollkommen pigmentlos sind. Auf dieser letzteren bemerkte ich einmal an gut isolirten Blättern der erhärteten Retina des Huhnes zwischen den Stäbchen und Zapfen und nach deren Entfernung frei aufrecht stehende hyaline Fädchen, welche den Pigmentzellen-Ausläufern glichen, und möglicher Weise mit ihnen zusammengehängt hatten (vergl. Fig. 13 a, Taf. IV).

Wendet man zur Erhärtung frischer Netzhäute solche Flüssigkeiten an, welche die bekanntlich sehr leicht zersetzbaren Aussenglieder der Stäbchen unverändert erhalten (Müller'sche Flüssigkeit oder besser die stärkeren Lösungen von Ueberosmiumsäure von $\frac{1}{2}$—1%), so wird man sich immer leicht von der innigen Verbindung überzeugen, welche, bedingt durch das beschriebene Verhältniss, die Pigmentzellen mit der Stäbchen- und Zapfenschicht eingehen. Mittelst dieser Flüssigkeiten erhält man beim Menschen und Affen gerade so wie bei den Vögeln etc. Präparate der Retina, an welchen das Pigment fest an den Stäbchen und Zapfen haftet und nicht der Chorioides folgt. Selbst an den dünnsten Schnitten durch die Retina kann das Pigment mit dieser in Zusammenhang erhalten werden. Der auf Taf. VI, Fig. 2 abgebildete Schnitt durch die fovea centralis des Menschen, welcher genau mit der camera clara gezeichnet wurde, ist ein Beispiel davon. Für die innige Verbindung spricht in der schlagendsten Weise das von mir häufig beobachtete Verhältniss, dass beim Abheben des Pigmentes erhärteter Augen die Stäbchen dem Pigment folgen und an oder in der Nähe der limitans externa

abbrechen (Taf. IV, Fig. 14 von der Taube), wo dann die Zapfen, die sich leichter aus dem Pigmentmantel herauslösten, allein übrig geblieben sind.

Wie weit die percipirenden Elemente in die Pigmentzellen hineinreichen, geht einfach aus dem oben geschilderten Verhältniss hervor, demgemäss es bei unverändert erhaltener Verbindung beider miteinander bei vielen Thieren möglich ist, das Mosaik der natürlichen Enden jener durch die Pigmentzellen hindurch zu erkennen. Aus diesem Verhältniss erklärt sich auch der nicht unbedeutende Zwischenraum, den man zwischen den Stäbchenenden bei ganz frisch vom Pigment gelösten Netzhäuten wahrnimmt. Es sind verhältnissmässig breite Spalten zwischen je zwei Stäbchenenden, welche bei Betrachtung der Chorioidealfläche als dunkle Zwischenräume zwischen jenen erscheinen, und den Glanz jedes einzelnen Stäbchenquerschnittes erhöhen. Dadurch dass, wie Krause richtig hervorhebt, die Innenglieder der Stäbchen meist etwas dicker als die Aussenglieder sind, ergibt sich der Raum für die Pigmentzellenfortsätze. Vielleicht dass auch die Aussenglieder der Stäbchen öfter eine geringe Verjüngung nach der Chorioidealseite zu erleiden, wie ich sie bei Rana temporaria auf das Bestimmteste wahrgenommen habe. Dadurch wird eine gewisse Aehnlichkeit in der Form der Aussenglieder der Stäbchen mit der der Zapfen angebahnt, welche letztere immer eine ausgesprochen conische Gestalt besitzen.

Die Zellen des sogenannten Pigmentepithels der Chorioides bilden also nicht den Grund, auf welchem die Stäbchen- und Zapfenenden aufruhen, sie liegen vielmehr mit ihrem Haupttheil, soweit sie pigmentirt sind ganz und gar, zwischen den Aussengliedern von Stäbchen und Zapfen. Nur der äussere, nicht pigmentirte Theil, welcher den Kern enthält, ragt über die Stäbchenenden hinaus und berührt die Chorioides. Nur so erklärt sich die Möglichkeit, bei erhaltener Verbindung von Retina und Pigment das Mosaik der Stäbchen- (und Zapfen-) Enden durch das Pigment hindurch zu erkennen. Es ist dies Verhältniss zu berücksichtigen, wenn es sich um eine Erklärung der physiologischen Bedeutung des Pigmentes handelt. Zugleich zeigt dasselbe, wie viel inniger die Beziehungen der Pigmentschicht zu der Retina als zu der Chorioides sind, und wie wohl begründet der von mir früher[1]) gemachte Vorschlag ist, das Pig-

1) Observationes de retinae structura penitiori 1859, p. 16, Anmerkung.

mentepithel lieber Retinalpigment als Chorioidealpigment zu nennen. Wir werden unten sehen, dass nach der Entwickelungsgeschichte der Retina der Gebrauch, das Pigment der Chorioides zuzurechnen, jeden rationellen Boden verliert.

Ausser dem Kern umschliesst der äussere, bekanntlich mehr hyaline Theil der Pigmentzellen öfter gefärbte Fetttropfen, welche, wenn nur einer in jeder Zelle vorhanden ist, eine merkwürdig regelmässige Anordnung besitzen. H. Müller erwähnt derselben bereits vom Frosch und Kaninchen (VIII, p. 28 und 51), wo ich sie auch constant gesehen habe, ohne dass ich mir die geringste Vorstellung von einer besonderen Beziehung derselben zu den percipirenden Elementen selbst zu machen vermöchte. Bei der Taf. VII, Fig. 1 gezeichneten Flächenansicht der mit den Pigmentzellen bedeckten Chorioidealfläche der Retina des Grasfrosches konnte ich sie überall in situ über dem gezeichneten Mosaik erkennen, wenn ich den Tubus des Mikroskopes um ein Weniges erhob. Dabei stellte sich heraus, dass diese gelben Fetttropfen in ihrer Lage ebenso oft der Grenze mehrerer Stäbchen entsprachen, als sie genau auf den natürlichen Querschnitt passten, von dem sie übrigens immer noch eine gewisse Strecke nach auswärts entfernt liegen.

II. Die Zapfen an der macula lutea und fovea centralis der menschlichen Retina.

Nach Henle's vielfach bestätigter Entdeckung enthält die gelb gefärbte Stelle der menschlichen Netzhaut im hinteren Pol des Augapfels in der percipirenden Schicht nur eine Art von Elementen. Denn die Zahl der Stäbchen zwischen den Zapfen nimmt im Umkreise des gelben Fleckes stetig ab, so dass endlich an der macula lutea selbst nur noch Zapfen übrig sind. Aber diese unterscheiden sich in mehrfacher Hinsicht von den Zapfen der peripherischen Theile der Retina, zunächst sehr wesentlich in dem Dickendurchmesser. Während dieser an den peripherischen Zapfen, also überall da, wo Stäbchen und Zapfen gemischt vorkommen, 0,006 — 0,007 Mm. beträgt, verjüngt sich derselbe schon an der Peripherie des gelben Fleckes zu 0,005—0,004 Mm., und nimmt, sobald die Stäbchen zwischen den Zapfen geschwunden sind und letzteren das Feld allein überlassen haben, nach dem Centrum des gelben Fleckes noch weiter ab. Die Veränderung in der Gestalt der Zapfen aus der Form dick-

bauchiger zu der langgestreckter flaschenförmiger Gebilde und die damit verbundene Abnahme in der Dickendimension war Kölliker und H. Müller bei ihren genauen Retinauntersuchungen nicht entgangen [1]); aber ihre Maassangaben passen nur auf den Rand, nicht auf die Mitte des gelben Fleckes. An dieser verdünnt sich die Retina bekanntlich an der Glaskörperseite mit ziemlich steil abfallendem Rande zu der fovea centralis, deren Durchsichtigkeit bei getrübter Retina so sehr gegen die Umgebung absticht, dass mitten im gelben Fleck ein Loch zu liegen scheint. Die Zapfenschicht setzt sich über diese dünne Stelle (Taf. VI, Fig. 1) continuirlich fort.

Ich glaube der erste gewesen zu sein, der durch eine Reihe von Messungen nachwies, dass der Durchmesser der percipirenden Elemente in der fovea centralis noch fast um die Hälfte geringer sei als der der Zapfen des gelben Fleckes [2]), den man nach H. Müller und Kölliker bis dahin den Berechnungen über die kleinsten erkennnbaren Distanzen zu Grunde gelegt hatte. Ich fertigte an mehreren sehr frisch nach dem Tode in conservirende Flüssigkeiten eingelegten und erhärteten Netzhäuten Durchschnitte durch die fovea centralis, und fand die dünnsten Zapfen derselben an ihrer Basis nur 0,002 bis 0,0025 Mm. dick. Frische menschliche Netzhäute zur Gewinnung von Flächenansichten der fovea standen mir nicht zur Disposition. Indem ich aber frische Netzhäute von Affen (Macacus cynomolgus) verglich und feststellte, dass die Elemente der fovea, welche ich hier frisch zu 0,0028 Mm. maass, in der Müller'schen Flüssigkeit ein wenig schrumpfen und nach der Erhärtung nur 0,0025 Mm. messen, kam ich zu dem Schlusse, dass die von mir gemessenen Zapfen der menschlichen Fovea frisch wahrscheinlich auch eine Dicke von 0,0028 Mm. besessen hätten. Sehr bald nach der Publikation meiner Maassangaben trat H. Müller mit einer Bestätigung derselben hervor [3]), in welcher er angibt, dass nach seinen Maassen »an Flächenansichten frischer, wie erhärteter Präparate sowie an Schnitten« »gegen die Mitte des gelben Fleckes die Zapfen 0,003 Mm. an Dicke nicht überschreiten, wohl aber noch etwas dünner vorkommen«.

1) H. Müller l. c. VIII, p. 49.

2) Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde v. Juli 1861, p. 99, Reichert u. du Bois-Reymond's Archiv etc. 1861, p. 784.

3) Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift Bd. II, p. 219 (nach Müller's Angabe am 2. November 1861 der phys.-med. Ges. mitgetheilt, im Februar 1862 zum Druck niedergeschrieben).

H. Müller hält individuelle Schwankungen in der Dicke dieser Zapfen für wahrscheinlich, da ihm »einige Mal noch merklich dünnere Zapfen« vorgekommen sind. Zu diesen übereinstimmenden, die Dicke der Zapfenkörper der fovea zu 0,0025—0,003 Mm. normirenden Angaben gesellt sich von dritter Seite eine Angabe, die als auf der Untersuchung ganz gesunder frischer Augen eines Hingerichteten beruhend die grösste Beachtung verdient. H. Welcker[1]) hatte in Halle Gelegenheit an den Augen eines 64jährigen Mannes in der ersten Stunde nach der Hinrichtung an der Flächenansicht der Retina Messungen der Elemente der fovea centralis auszuführen, deren Resultat er als Mittel aus zehn Einzelbestimmungen zu 0,0033 Mm. für die Basen der Zapfen angibt.

Wir wollen es vorläufig dahin gestellt sein lassen, in wie weit individuelle Schwankungen, Verschiedenheiten des Erhaltungszustandes und Abweichungen in der Bestimmung der Mikrometer an diesen Ungleichheiten Schuld haben. Gross sind jedenfalls die Differenzen nicht. Das beste Material zur Ausführung von Messungen werden immer ganz frische Netzhäute sein, die man in Serum so ausbreitet, dass die Chorioidealfläche der percipirenden Elemente der macula lutea dem Beobachter zugekehrt ist, und die man ohne Deckglas untersucht. Das frischste menschliche Auge, welches mir neuerdings zu solchem Versuche zur Disposition stand, enucleirte Hr. Dr. Saemisch hieselbst einem 12jährigen Mädchen und ward von mir wenige Minuten nach der Operation aufgeschnitten. Der Bulbus zeigte ein hochgradiges Staphylom der Cornea, welche vollkommen undurchsichtig war. Die Untersuchung der Flächenansichten der Retina ergab ein regelmässiges, normales Mosaik der Stäbchen und Zapfen, auch der gelbe Fleck war in seiner percipirenden Schicht ganz intact; aber in der fovea centralis lag ein Blutextravasat, deren sich auch an anderen Stellen einige zwischen Retina und Chorioides befanden, welches die percipirenden Elemente der fovea vollständig bedeckte, so dass hier keine Maasse genommen werden konnten. Dieses Auge bot aber in manchen anderen Beziehungen interessante Resultate, denn es wurde an demselben constatirt:

1) die Vertheilung der Stäbchen und Zapfen bleibt von einer gewissen den gelben Fleck in geringer Entfernung umkreisenden Linie an bis zur ora serrata genau dieselbe, so dass immer etwa

---

1) Zeitschr. f. rationelle Medicin 3. R. Bd. XX, 1863, p. 176.

3—4 Stäbchen in der kürzesten Entfernung zwischen je zwei Zapfen liegen (Taf. V, Fig. 3). Ich habe ähnliche Beobachtungen schon früher an Menschen- und Affenaugen gemacht und beschrieben [1]). Danach muss ich der immer wiederholten Behauptung gegenüber festhalten, dass die Zahl der Zapfen nach der ora serrata nicht continuirlich abnehme. Mit Ausnahme des gelben Fleckes und seiner allernächsten Umgebung, in welcher die Zapfen noch etwas dichter stehen, ist, so weit meine Beobachtungen reichen, ein Unterschied in der Vertheilung von Stäbchen und Zapfen in verschiedenen Regionen der menschlichen Retina nicht vorhanden.

2) An der ora serrata nimmt plötzlich die Zahl der Stäbchen wieder ab. Die Zapfenkreise werden zu unregelmässig verzogenen Figuren, ihr Glanz schwindet, Zapfenstäbchen sind an ihnen nicht mehr zu beobachten (Taf. V, Fig. 4). Die Zapfen nehmen das Ansehen etwa wie Epithelialzellen an, schliessen aber nicht dicht zusammen, auch sind Kerne in ihnen im frischen Zustande nicht zu entdecken. Endlich hören die Stäbchen ganz auf und es bleibt ein indifferentes, im frischen Zustande undeutlich zelliges Gewebe der pars ciliaris retinae übrig.

3) Die Stäbchen stehen streckenweis in deutlichen oft chagrinartig sich kreuzenden Bogenlinien (Taf. V, Fig. 3). Ihre Chorioidealenden stossen nicht dicht zusammen. Es bleiben vielmehr recht ansehnliche Zwischenräume zwischen ihnen übrig, welche bei Beleuchtung der Retina von unten ganz dunkel erscheinen und die hellen Stäbchen wie Perlen auf dunklem Grunde hervortreten lassen. Dem Obigen zufolge sind aller Wahrscheinlichkeit nach diese Zwischenräume von dem anstossenden sogenannten Chorioidealpigment erfüllt gewesen.

4) In der Mitte der hellen, von den Zapfenkörpern herrührenden Flecke zwischen den Stäbchen bemerkt man etwas unter dem Niveau der freien Fläche der letzteren die Enden der Zapfenstäbchen. Diese zeigten sich durchweg von viel geringerem Durchmesser als gewöhnlich angegeben wird. Ich fand sie kaum 1 Mikromillimeter (0,001 Mm.) dick, so dass sie bei einem Durchmesser der Zapfenkörper von 6—8 Mik. etwa den 8—10ten Theil der Zapfenkörperdicke einnehmen.

Ich bemerke hier beiläufig, dass die Zapfenstäbchen eines grossen Affen (Cynocephalus Babuin), den ich kürzlich lebend erhielt, an

---

1) Reichert etc. Archiv 1861, p. 785.

ihrem Chorioidealende einen viel ansehnlicheren Durchmesser zeigten, nämlich 0,003 Mm. und darüber, während die Zapfenkörper und die Stäbchen zwischen den Zapfen in ihrem Durchmesser mit denen des Menschen übereinstimmten.

5) In überraschend regelmässiger Anordnung stellten sich die Zapfen der macula lutea dar. Ihre dicht aneinander liegenden und stellenweis eckig gedrückten Körper standen in Reihen, welche in Bogenlinien in der Richtung nach dem Centrum des gelben Fleckes convergirten und eine chagrinartige Zeichnung hervorbrachten, wie an der Peripherie der Fig. 1 auf Taf. V a, bb, cc angegeben ist. Das Centrum des gelben Fleckes war, wie ich oben anführte, mit einem Extravasat bedeckt. Die Anordnung der Zapfen konnte hier also nicht beobachtet werden. Bis an den Rand der Fovea war die Chagrin-Zeichnung deutlich, und an der Peripherie liess sie sich verfolgen bis zu der Gegend, wo die ersten Stäbchen zwischen den Zapfen auftraten und die Regelmässigkeit der Anordnung störten.

Diese Beobachtung bestätigt die scharfsinnige Voraussage von Hensen[1]) in glänzender Weise. Eine schachbrettartige Anordnung der Zapfenkörper, schloss er, muss den Einfluss haben, dass feine Liniensysteme, wie die der Nobert'schen Probeplatten, wenn ihr Netzhautbild den Zapfenreihen parallel zu liegen kommt, besser gesehen werden, als wenn es die Reihen kreuzt. Da ein solcher Einfluss der Lage bei Betrachtung der Nobert'schen Platten nicht bemerkt wird, nahm Hensen die krummlinige Anordnung als die wahrscheinliche an und construirte ein Schema, welches dem von mir nach der Natur gezeichneten Bilde im Wesentlichen entspricht.

Was die Durchmesser der Zapfen an diesem Präparate betrifft, so maass ich am Rande der mit dem Extravasat bedeckten fovea Elemente bis 0,003 Mm., während die Zapfen nach der Peripherie sich schnell auf 4, 5 und 6 Mik. vergrösserten. Bei hoher Einstellung kamen über den Zapfenkörpern die Zapfenspitzen zum Vorschein. Auch deren Durchmesser nahm nach der Fovea zu noch etwas ab, so dass derselbe auf $^1/_2$ Mik. taxirt werden konnte.

Das andere oben erwähnte menschliche Auge mit gesunder Retina, welches mir durch seine gute Conservirung in Ueberosmiumsäure so wichtig wurde, kam eine Stunde nach der von Prof. Busch ausgeführten Operation in meine Hände. Nach dem Oeffnen des-

1) Virchow's Archiv Bd. XXXV, p. 403.

selben in Serum und dem Ablösen der die macula lutea bergenden Stelle der Netzhaut fand sich, dass die fovea centralis bereits eingerissen war. Ihre Elemente waren natürlich etwas aus der Lage gefallen, doch bot der Umkreis der Fovea auch hier wieder den Anblick der regelmässig bogenförmigen Anordnung der Zapfenkörper dar, wie ich sie oben beschrieben habe.

Die nach der Behandlung mit Ueberosmiumsäure genommenen Maasse ergaben für die Elemente der Fovea (Taf. III, Fig. 7) wieder 3 Mik., für die des Umkreises der Grube 4—5 Mik., also dieselben Zahlen wie vorhin. Trotz des Einrisses konnte ich feststellen, dass sich in jedem Durchmesser der Fovea etwa 50 Zapfenkörper von gleicher, unverändert circa 0,003 Mm. einnehmender Dicke vorfanden. Auf der von diesen Zapfen eingenommenen Fläche kann natürlich eine regelmässig bogenförmige Anordnung der Elemente in nach dem Centrum convergirenden Linien nicht vorhanden sein, welche an der Peripherie der Fovea mit der allmähligen Zunahme der Zapfenkörper an Dicke auftritt.

Später kamen mir noch zweimal frisch aus der Leiche entnommene Augen zu, deren Netzhäute sich in einem solchen Zustande befanden, dass ich die Anordnung und Grösse der percipirenden Elemente der fovea centralis übersehen konnte. An diesen Präparaten zeigte sich nach dem Ausschneiden des betreffenden Stückes Netzhaut in einem Schälchen mit Jodserum und der Uebertragung desselben auf ein Glasplättchen die Fovea zwar in so fern nicht mehr normal, als die inneren Schichten derselben, in welchen der gelbe Farbstoff seinen Sitz hat, mit zackigen Rändern eingerissen waren. Aber die Zapfenschicht hatte ihre Continuität nicht eingebüsst und war als feines Häutchen wohlerhalten geblieben. In diesem liess sich das Mosaik der Zapfenkörper gut erkennen, während die Zapfenspitzen allerdings bereits Veränderungen eingegangen waren. Die bogenförmige Anordnung der Zapfen an der ganzen macula lutea war wieder das erste, was sogleich auffiel. Die Dickendurchmesser an der Peripherie entsprachen genau dem oben Mitgetheilten. In der Fovea erhielt ich für die Zapfenkörper 0,0033—0,0036 Mm., wenn ich 4 oder 5 Zapfen zugleich maass und die erhaltene Zahl theilte. Beim Messen des einzelnen Zapfen fielen die Zahlen meist etwas niedriger aus, was auf die im ersten Falle mit gemessenen Zwischenräume zu schieben ist. Auf eine Strecke von etwa 0,2 Mm. hatten alle Zapfen der Fovea den gleichen geringen Durch-

messer; das würde auf diese Strecke in grader Linie 60 Zapfen ausmachen.

Mit diesen an frischen Präparaten genommenen Maassen der Zapfenkörper der menschlichen Fovea stimmen nahezu überein die Zahlen, welche die Messung der beiden in Fig. 2 und 3 auf Taf. VI abgebildeten Präparate ergab. Es sind dies feine Schnitte durch die fovea centralis, welche Netzhäuten entnommen wurden, die in Müller'scher Flüssigkeit conservirt waren. Beide stammen von enucleirten Augen im Besitze des Dr. Iwanoff, Fig. 2 von einem mit Staphylom behafteten, Fig. 3 von einem Bulbus mit Atrophie des Sehnerven in Folge einer Geschwulst desselben in der Orbita. An beiden ist eine Atrophie der inneren Schichten der Retina vorhanden, während die Zapfenschicht der macula lutea sich vortrefflich erhalten zeigte. Der Dickendurchmesser der Zapfenkörper der Fovea beträgt an diesen Präparaten 0,003 – 0,0034 Mm.

Ausser der geringen Dicke bieten die Zapfen an der fovea centralis noch eine andere bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit dar, sie sind auch länger als die ihrer Umgebung. H. Müller hat an verschiedenen Stellen dieser Längenzunahme gedacht, am bestimmtesten in seinen »Bemerkungen über die Zapfen am gelben Fleck des Menschen« (Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. II, p. 220), wo er sagt: »Die Zapfenspitzen sind übrigens in der Gegend der Fovea sehr verlängert, cylindrisch, Stäbchen ganz ähnlich, und übertreffen den Zapfenkörper bedeutend an Länge. Die ganze Zapfenlänge beträgt 0,6 Mm., vielleicht noch etwas mehr, während sie weiterhin an denselben Schnitten merklich abnimmt.« Desgleichen in seinem Aufsatze über das Auge des Chamäleon (ebenda Bd. III, p. 37): »Die Länge der Zapfen in der fovea ist beim Chamäleon trotz der Kleinheit des Auges bedeutender als beim Menschen. Dies ist wahrscheinlich als ein Vorzug zu deuten. Denn bei Menschen, Affen, Vögeln und dem Chamäleon selbst ist diese Länge überall in der Fovea grösser als sonst in derselben Retina.« (Die Länge der Zapfen im Grunde der Fovea des Chamäleon-Auges gibt H. Müller p. 36 zu 0,10 Mm. an. Hiemit stimmt die Zahl von 0,6 Mm. für die Länge der menschlichen Foveazapfen, welche doch kürzer als die des Chamäleon sein sollen, nicht überein. Es muss hier ein Irrthum obwalten, welcher auf dem Druckfehler 0,6 statt 0,06 Mm. beruhen wird, da die erstere Zahl als etwa 12 Mal grösser wie die gewöhnlichen Zapfenlängen unmöglich richtig sein kann.)

Auch mir waren die verhältnissmässig langen Spitzen der Foveazapfen an erhärteten Augen wiederholt aufgefallen. Aber so lange ich letztere nicht untadelhaft in situ gesehen hatte, wagte ich nicht zu entscheiden, ob die grössere Länge nicht allein in einer grösseren Resistenz derselben gegen conservirende Flüssigkeiten, also in einer besseren Erhaltung gegenüber den gewöhnlichen Zapfen ihren Grund habe, welche letzteren in ihren Spitzen oder Aussengliedern bekanntlich sehr vergängliche Gebilde sind. Zu einem vollständigen Verständniss der Angelegenheit gelangte ich durch einige glückliche Schnitte, welche ich durch eine mir von Dr. Iwanoff übergebene menschliche Retina anfertigte, die ohne plica centralis erhärtet und in ihrem hinteren Abschnitte mit dem schwarzen Pigment zusammen von der Chorioides abgelöst war. Es gelang zwei Schnitte nebeneinander durch die Fovea zu legen, welche beide in Zusammenhang mit dem Pigment blieben. Einen derselben habe ich auf Taf. VI, Fig. 2 mit Hülfe der Camera clara abgebildet, jedoch nur die äusseren Schichten der Retina genauer detaillirt, da die inneren, wie die Dickendimensionen im Vergleich mit denen einer gesunden Retina (Fig. 1) zeigen, atrophisch waren. Die Abbildung erläutert auf den ersten Blick die Anordnung, welche die Natur getroffen hat, um die längeren Zapfen der fovea centralis unterzubringen. Die Chorioides, welcher das Pigment unmittelbar anliegt, zieht an der der Fovea entsprechenden Stelle ohne Niveaudifferenzen hin. Die Pigmentlage begränzt den Schnitt an seiner Chorioidealseite als gerade Linie. Aber die membrana limitans externa bildet einen dem der limitans interna an der Fovea entgegenkommenden Bogen, als wenn hier ein freier Zwischenraum zwischen ersterer und der Chorioides entstehen sollte. Dieser wird aber von den längeren Zapfen ausgefüllt, welche an unserem Präparate alle mit ihren feinen Chorioidealenden in voller Länge und in fester Verbindung mit dem Pigment erhalten sind. Natürlich convergiren diese feinen Enden gegen das Pigment und stecken in demselben näher aneinander als die Mitten der Zapfenkörper über der limitans externa von einander abstehen.

Die grösste Länge der Zapfen im Grunde der Fovea betrug an den beiden in Rede stehenden Schnitten inclusive der Pigmentschicht, in welcher ein Theil der Zapfen verborgen steckt, 0,118 Mm., d. i. etwas mehr als das Doppelte der Länge der Zapfen der peripherischen Theile der Retina, welche ich an demselben Auge zu 0,047 Mm. maass.

Dieses Präparat bringt mich auf die Erörterung eines sehr wichtigen Gegenstandes, nämlich des Durchmessers der Zapfenspitzen. Für mich war der erste Gedanke nach Anfertigung und Betrachtung der eben beschriebenen Schnitte durch die Fovea der, dass die Verlängerung der Zapfen an der Fovea darin ihren Grund haben müsse, dass durch sie eine möglichst grosse Annäherung der empfindlichen Punkte in der percipirenden Fläche herbeigeführt werde, indem ich von dem Gedanken ausging, dass diese percipirende Fläche diejenige sei, in welcher die von Pigment umhüllten und durch Pigment isolirten Zapfenenden liegen. Je geringer der Durchmesser der Chorioidealendflächen der Zapfenspitzen sei und je näher dieselben zusammenliegen, um so mehr Detail würde im Retinabilde erkannt werden können. Ich maass also auch die Zapfenspitzen, soweit sie nicht im Pigment versteckt lagen, und kam auf die geringe Zahl von höchstens 0,6 Mik. [1]) Gleichzeitig ist durch mehr theoretische Betrachtungen über die Erkennbarkeit kleinster Grössen Prof. Hensen in Kiel zu der Abfassung einer Abhandlung veranlasst worden, welche in Virchow's Archiv etc. Bd. XXXIV p. 401 erschien, und die Frage anregt, ob nicht statt der bisher den Rechnungen über die Perceptionsfähigkeit der Netzhaut zu Grunde gelegten Maasse der Zapfenkörper-Durchmesser, die der Zapfenstäbchen und ihrer Endflächen in Anwendung gezogen werden müssten. Da die Zahlen für letztere weit kleiner als die für die Durchmesser der Zapfenkörper sind, erhalten wir bei Verwendung jener ein zur Perception kleiner Bilder geeigneteres anatomisches Substrat. Die Lücken im Sehfelde aber, welche den Zwischenräumen zwischen den einander natürlich nicht berührenden Endflächen der Zapfenspitzen entsprechen, würden Gewohnheit und Augenbewegungen leicht ausgleichen.

Hiernach käme für die Feinheit der Perception noch ein anderes Moment ins Spiel als die Zahl der empfindlichen Punkte auf einer gegebenen Fläche. Wenn nämlich feststeht, dass Lücken im Gesichtsfelde, unempfindliche Stellen in der percipirenden Fläche, leicht durch Gewohnheit und Augenbewegungen ausgeglichen werden, wie nach dem Verhalten des Mariotte'schen blinden Fleckes nicht zu bezweifeln ist, so ist jedenfalls die Grösse der in feststehender Zahl in gewisser Ausdehnung vorkommenden empfindlichen Flecke nicht gleich-

1) Vergl. hierüber meine vorläufigen Mittheilungen in Bd. II dieses Archivs p. 169.

gültig. Nehmen wir die Endflächen der Zapfenspitzen als die allein erregbaren Stellen im Gesichtsfelde an, so erhalten wir auf blindem Grunde eine gewisse der Zahl der Zapfen entsprechende Menge kleiner empfindlicher Kreise. (Vergl. die Mitte der Fig. 1 auf Taf. V.) Stände nun die Retina im Schacte unverrückbar fest, so wäre durch diese Anordnung gegenüber der, bei welcher die sich berührenden Zapfenkörper die empfindlichen Elemente sind, ein entschiedener Nachtheil gegeben. Da wir aber, wie bekannt ist, beim Fixiren und scharfen Sehen, unseren Bulbus in kleinen Excursionen wie zitternd bewegen, und wie Jeder an sich selbst leicht feststellen kann, diese Bewegungen ein wesentliches Hülfsmittel darstellen bei Versuchen über die Erkennbarkeit kleinster Distanzen, wird die scheinbar nachtheilige Einrichtung zu grossem Vortheil. Denn wenn nach E. H. Weber's und Volkmann's Versuchen feststeht, dass zur Perception einer Distanz zwischen zwei Linien die Breite wenigstens eines elementaren empfindlichen Kreises im Netzhautmosaik gehört, so wird nach unserer neuen Anschauung nicht die Breite des Zapfenkörpers, sondern die weit geringere des Zapfenstäbchens in Rechnung zu ziehen sein. Die Augenbewegungen, durch welche das Retinabild der Linien bald hier bald dort so fallen wird, dass eine Zapfenspitze in den Zwischenraum zu liegen kommt, während die Linien selbst näher oder ferner dieser Stelle andere Zapfenspitzen decken, ermöglichen die Perception, die bei feststehender Retina erst bei bedeutend grösserem Abstande der Linien erklärbar sein würde.

Nach diesen Erörterungen muss es natürlich von grösster Wichtigkeit sein, den Durchmesser der Zapfenstäbchen an der fovea centralis kennen zu lernen. Die Endfläche derselben ist nicht leicht zu messen. Gelänge es, wie bei den Vögeln (siehe oben), an der frisch mit dem Pigment abgehobenen Retina das Mosaik der in diesem Pigment steckenden Zapfenstäbchen zu erkennen, so hätten wir unseren Zweck erreicht. Da, wie schon H. Müller hervorhebt, das Pigment an der macula lutea und fovea centralis ziemlich fest haftet, so dürfte bei günstiger Gelegenheit ein solches Präparat schon einmal zu gewinnen sein, vorausgesetzt, dass die Zapfenenden, wie bei den Vögeln den pigmentirten Theil der Zelle durchsetzen. Erhärtete Präparate sind zu diesen Beobachtungen nicht wohl verwendbar, da an ihnen die Durchsichtigkeit der Theile sehr gelitten hat. Die wenigen maculae luteae, welche ich frisch untersuchen konnte, waren pigmentlos. An diesen konnte ich, da ich sie ohne Deckglas

unter das Mikroskop gebracht hatte, bei starker Vergrösserung durch Heben des Tubus die Zapfenstäbchen sehen. Nach den wiederholt von mir genommenen Maassen schätze ich die Endfläche derselben auf etwa $^1/_2$ Mikromillimeter, das wäre also wenn der Durchmesser des Zapfenkörpers 3 Mik. beträgt, der 6. Theil desselben. Ich habe versucht auf Taf. V, Fig. 1 diese Zapfenspitzen der ganzen Fovea und eines Theiles ihres Umfanges so abzubilden, wie sie von schwarzem Pigment umgeben das Mosaik der Chorioideal-Fläche darstellen. Die Figur ist aus mehreren von verschiedenen Netzhäuten entworfenen Zeichnungen zusammengesetzt. Die bogenförmige Anordnung der Zapfen war vollkommen so regelmässig, wie die Figur wiedergibt. An der Fovea erleidet diese Regelmässigkeit eine Störung, hier ist nur noch im Allgemeinen die Tendenz zur Anordnung in Bogenlinien vorhanden, etwa wie an vielen Stellen der peripherischen Theile der Netzhaut die Stäbchen auch in Bogenlinien stehen (Fig. 3). Nicht direct beobachtet, also nachträglich hinzugesetzt, ist an der Fig. 1 nur die Pigmentumhüllung der Zapfenenden. Diese ist aber anderweitig bewiesen, z. B. durch die Fig. 2 auf Taf. VI. Noch ist zu merken, dass die Zapfenspitzen an der Zeichnung ein wenig zu gross angegeben sind, dass also in der Natur die blinden Stellen um die Zapfenspitzen noch etwas mehr Raum einnehmen.

Es kann, wie aus Obigem hervorgeht, keinem Zweifel unterliegen, dass sich aus der Hensen'schen Annahme, die Zapfenspitzen seien die percipirenden Theile der Netzhaut, ein Vortheil für die Berechnung der Sehschärfe ergibt, sobald man, wie ich wiederholt hervorhebe, die steten minimalen Augenbewegungen beim Fixiren mit in Betracht zieht. Es unterliegt diese Annahme aber einem wesentlichen Bedenken, dessen Beachtung mir die höchste Bedeutung für unsere Vorstellungen über das Zustandekommen der Gesichtswahrnehmungen zu haben scheint. Es gründet sich dasselbe auf die physikalischen Verschiedenheiten von Innen- und Aussengliedern der percipirenden Elemente. Diese Verschiedenheiten sind namentlich bei den Stäbchen sehr auffallend und leicht zu beobachten. Krause[1]) hat das Verdienst, zuerst darauf aufmerksam gemacht zu haben, dass auch im ganz frischen Zustande eine scharfe Demarkationslinie zwischen diesen beiden, bereits früher bekannnten Abtheilungen der Stäbchen existirt, ja es

1) Nachrichten v. d. Kön. Ges. d. Wiss. z. Göttingen 1861, Nr. 2.

hat den Anschein, als wenn sich noch eine Kittsubstanz zwischen dieselben einschöbe, von deren leichter Zerstörbarkeit die leichte Trennbarkeit von Innen- und Aussenglied abhängen würde. Die Verschiedenheit der chemischen Beschaffenheit beider Theile erläutert bei manchen Thieren auf das Schlagendste die Ueberosmiumsäure, durch welche z. B. beim Frosch nach gewisser Zeit die Aussenglieder tief schwarz gefärbt werden können, während an den haarscharf abgegrenzten Innengliedern kaum eine Andeutung schwärzlicher Farbe wahrnehmbar ist. Nimmt man dazu, dass die Aussenglieder sich frisch bei mechanischen Insulten sofort von den Innengliedern ablösen, so wird es sehr zweifelhaft, ob zwischen den beiden Theilen überhaupt die Continuität bestehe, welche dem Aussengliede die Bedeutung eines Endapparates der betreffenden Optikusfaser geben würde. Halten wir uns an die scharfe Demarkationslinie und die stärkere Lichtbrechung gegenüber dem Innengliede so ist nicht zu übersehen, dass Lichtstrahlen, welche auf dem gewöhnlichen Wege die inneren Retinalschichten durchsetzen und bis an die Grenze von Innen- und Aussenglied eines Stäbchens gelangt sind, bei dem Versuche in das stärker brechende Aussenglied einzudringen, wenn sie die Grenzfläche desselben schief treffen, wie von einem Spiegel grossentheils zurückgeworfen werden müssen; diese werden also nach dem Innengliede zu zurückkehren. Das Licht aber, welches trotz dieses Hindernisses dennoch in das Aussenglied eindrang, wird nach Brücke's bekannten, später noch ausführlicher zu erwähnenden Betrachtungen über die Stäbchenfunction zum Theil von den dunkeln Pigmentscheiden absorbirt, zum andern Theil wieder zurückgeworfen. Wenn aber den Aussengliedern die Rolle eines reflectirenden Apparates zukommt, können sie nicht zugleich percipirende Elemente sein, als solche würden vielmehr jetzt die Innenglieder, als die unzweifelhaften Nervenenden, gelten müssen. Diese werden von Licht in doppelter Richtung getroffen, von einfallendem und reflectirtem. Der ganze wundervolle Spiegelapparat der Aussenglieder kann natürlich nur den Zweck haben, das reflectirte Licht zur Perception zu bringen. Die Stelle des Innengliedes, welche von dem reflectirten Licht zuerst getroffen wird, ist die Grenzfläche gegen das Aussenglied, die Endfläche desselben. Sie ist das dem (reflectirten) Licht zugekehrte Nervenende, wie in den Augen der wirbellosen Thiere das dem einfallenden Licht zugekehrte vordere Ende der Sehnervenfasern. Wenn also ausschliesslich das reflectirte

Licht empfunden würde, wäre eine vollständige Analogie im Bau der Augen der wirbellosen und der Wirbelthiere hergestellt. Es fragt sich nun wie es sich daneben mit der Möglichkeit einer Perception des direct einfallenden Lichtes verhält. Ist es wahrscheinlich, dass die Licht percipirende Endfläche des Innengliedes zu dem molekulären Vorgange der Nervenleitung angeregt werde durch Aetherwellen, welche sie direct, in der Bewegung auf die freie Fläche zu, also hier als reflectirter Strahl treffen, und zugleich durch solche, welche von der entgegengesetzten Richtung kommend an ihr austreten? Wahrscheinlich ist es nicht, ja nach der Analogie mit bekannteren Vorgängen der Nervenleitung höchst bedenklich. Entweder müsste also noch eine andere percipirende Fläche für das einfallende Licht da sein — die Anatomie giebt keine Anhaltspunkte zur Annahme der Existenz einer solchen — oder das einfallende Licht wird überhaupt nur als reflectirtes Licht percipirt, was mir zunächst das Wahrscheinlichere zu sein scheint.

Erhalten diese Betrachtungen, auf welche ich in dem 6. Capitel noch einmal zurückkomme, für die Stäbchen Geltung, so ist ihre Richtigkeit auch für die Zapfen nicht zu bestreiten, so weit diesen auch eine scharfe Abgrenzung von schwächer brechenden Innen- und stärker brechenden Aussengliedern (Zapfenstäbchen) zukommt. Die auf Taf. III, Fig .5, 6 und 7 abgebildeten, von Ueberosmiumsäure-Präparaten stammenden Zapfen der macula lutea und fovea centralis zeigen diese Abgrenzung, aber über die Gestalt und Länge des Aussengliedes lehren sie nichts Zuverlässiges, denn die betreffende Lösung der Säure (1 : 700) war zu schwach, um die Aussenglieder zu erhalten. An den Zapfen der Peripherie kommt bekanntlich die scharfe Abgrenzung überall vor, und wenn auf den Zeichnungen Taf. III, Fig. 1 und 2 dieselbe nicht angegeben ist, so beruht dies auf einem Versehen. Minder zuverlässig sind Präparate, welche in der Müller'schen Flüssigkeit erhärtet wurden. Denn wenn an ihnen auch die Grenzlinie der beiden Abtheilungen an den Stäbchen meist deutlich auffällt, vermisse ich dieselbe an den Zapfen namentlich der macula lutea und fovea centralis (Taf. III, Fig. 11 und 12, Taf. VI, Fig .3). Hier würden vor allen Dingen an ganz frischen menschlichen Netzhäuten neue Prüfungen vorzunehmen sein.

Ist, wie ich nach den Ueberosmiumsäure-Präparaten nicht bezweifle, auch an den Zapfen der fovea centralis die scharfe Abgrenzung vorhanden und fällt an ihnen, dem Obigen zufolge, die

Perception an die Endfläche des Innengliedes, so wäre also, um zu unserem Ausgangspunkte zurückzukehren, behufs der Gewinnung eines Maasses für die Sehschärfe der Durchmesser dieser Endfläche zu bestimmen. Bei dem Mangel vollkommen zuverlässiger Präparate kann ich denselben nur ungefähr schätzen, wonach ich auf die Zahl von 0,001 Mm. komme.

Natürlich gilt Alles das, was oben über den Vortheil gesagt worden, welchen die Sehschärfe aus der geringeren Grösse der percipirenden Fläche ziehen muss, auch unter der veränderten Annahme, dass nicht die Zapfenspitzen, wie Hensen annahm, der Licht empfindende Theil, vielmehr die Grenzflächen der Zapfenkörper gegen die Zapfenstäbchen als die eigentlich percipirenden Stellen anzusehen seien.

III. Die Entwickelung der Retina, namentlich der Stäbchen und Zapfen.

Zu einer genauen Kenntniss der Stäbchen und Zapfen, wie ich dieselbe zum nächsten Ziel meiner Studien über die Elemente der Retina gesetzt hatte, gehört natürlich auch die Kenntniss ihrer Entwickelung. Als ich mich zu Beobachtungen über diesen Gegenstand entschloss, war es aber nicht bloss der allgemeine Wunsch nach Vervollständigung meiner Untersuchungen, welcher mich zu denselben veranlasste. Ich trug mich damals vielmehr mit der Hoffnung, aus der Kenntniss der Entwickelungsart Aufschlüsse über die verschiedene Natur der Stäbchen und Zapfen zu gewinnen, über welche mir zu jener Zeit die oben mitgetheilten Beobachtungen noch nicht in der Vollständigkeit zu Gebote standen. Diese Hoffnung ging insofern nicht in Erfüllung, als der Entwickelungsmodus sich für Stäbchen wie für Zapfen übereinstimmend zeigte.

Ueber die embryonale Bildung der Stäbchen und Zapfen war, als ich meine Untersuchungen im Sommer 1862 begann, kaum etwas Sicheres bekannt. In seinen eben erschienenen Vorlesungen über Entwickelungsgeschichte war Kölliker der von Remak aufgestellten Ansicht, dass von den beiden Blättern der primitiven Augenblase das innere zur Retina, das äussere zur Chorioides werde[1]),

1) Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere p. 35—72, 91.

mit der freilich nur erst auf wenige Präparate gestützten Behauptung gegenübergetreten, dass das äussere Blatt nicht die ganze Chorioides, sondern nur die innere Pigmentlage derselben bilde (l. c. p. 284 u. 288). Ob aber nicht die Stäbchen und Zapfen, welche ganz jungen Embryonen, wie sie Kölliker verwandte, fehlen, nachträglich noch aus dem äusseren Blatte ihren Ursprung nehmen, darüber wie über die Entwickelung dieser Elemente überhaupt theilt Kölliker Nichts mit. Ich will hier gleich erwähnen, dass ich mich bald auf das vollständigste von der Wahrheit der Kölliker'schen Ansicht über die Theilnahme des äusseren Blattes der primitiven Augenblase bei der Bildung der Chorioides überzeugte. Das schwarze Pigment an der äusseren Seite der Retina bildet sich beim Hühnchen, wie Remak (l. c. p. 72) vollkommen richtig beschreibt, am Anfang des 5. Tages. Bis dahin sind die Entwickelungsvorgänge im äusseren Blatt der primitiven Augenblase am frischen Embryo mit der grössten Klarheit zu verfolgen, und bedarf es keiner besonderen Präparationen, um das Auftreten des Pigmentes ausschliesslich in dieser Schicht zu beobachten. Will man dies Pigment die erste Anlage der Chorioides nennen, so hat Remak Recht, wenn er sagt, diese Haut entsteht aus den Zellen des äusseren Blattes der Augenblase. Es fragt sich nur, ob durch Proliferation dieser pigmentirten Zellen auch die gefässhaltige Bindegewebsschicht der Chorioides ihren Ursprung nimmt. Dem ist aber nicht so. Remak hat diese Proliferation auch nicht beobachtet, er erschliesst sie mehr unter dem Eindruck der herrschenden Ansicht, dass die Pigmentzellen einen wesentlichen Theil der Chorioides darstellen. Die später auftretenden Capillaren und das pigmentirte Bindegewebe der Umgebung der Retina stehen, wie ich mich überzeugte, in keinem genetischen Zusammenhange mit den Pigmentzellen der primitiven Augenblase. Wenn diese letzteren also auch nach aussen neue Gewebe nicht bilden helfen, so wäre es doch möglich, dass sie sich, wie schon Remak [1]) fragte, an der Bildung der Stäbchen und Zapfen betheiligen, welche zur Zeit der ersten Pigmentirung noch ganz fehlen, und, wie wir sehen werden, zu den sehr spät auftretenden Elementen der Retina gehören. Hatten doch Huschke [2]) und Schöler [3])

1) l. c. p. 72.

2) Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen 1844, p. 714 Anm.

3) De oculi evolutione. Diss. inaug. Mitau 1849, p. 29.

schon die Meinung vertreten, Zapfen und Stäbchen entständen aus dem äusseren Blatte der primitiven Augenblase, die übrigen Retinalschichten aus dem inneren, wobei sie die Bildung der Pigmentschicht unabhängig von der Metamorphose der primitiven Augenblase zu Stande kommen liessen. Schöler muss allerdings folgerecht das Pigment zur Retina rechnen, wenn er, was vollkommen richtig ist, sagt, die primitive Augenspalte habe mit der Chorioides Nichts zu thun, sondern gehöre allein der Retina an. Remak weist auf Grund seiner Untersuchungen am Hühnchen die Betheiligung des äusseren Blattes der primitiven Augenblase an der Bildung der Stäbchen und Zapfen zurück. Was er über diesen letzteren Vorgang sagt, beschränkt sich auf Folgendes (l. c. pag. 72 Anm.): »Gleichzeitig erfolgt auch die Sonderung der Retina in stratum bacillosum und tunica nervea. Sie beginnt am neunten Tage in der Nähe der Eintrittsstelle des Sehnerven damit, dass unter dem Schutze eines dünnen glatten Häutchens, von welchem die Retina alsdann noch eng umschlossen ist, die Stäbchenschicht sich nach Art eines Cylinderepitheliums erhebt. Die Sonderung schreitet zum Pupillarrande fort; doch scheint sie hier auch selbstständig aufzutreten, und der vom Boden der Augenblase ausgegangenen entgegenzukommen. Am achtzehnten Tage lässt sich an der Retina schon deutlich die Stäbchenschicht und die tunica nervea unterscheiden: beide sind innig mit einander verwachsen, während die Retina nur am Pupillarrande mit der Uvea zusammenhängt.« Auch Gray vergleicht in einer kurzen Notiz über die Entwickelung der membrana Jacobi [1]) ihr Aussehen beim 14 Tage bebrüteten Hühnchen mit einem Epithel der Chorioidealfläche der Retina. Die gelben Pigmentkügelchen, deren er weiter Erwähnung thut, sollen den Zellenkernen entsprechen. Am 21. Tage gleiche die Stäbchenschicht im Ansehen der des erwachsenen Thieres.

Diesen höchst aphoristischen Mittheilungen gegenüber unternahm ich die Untersuchung der Entwickelung der Stäbchen und Zapfen beim Hühnchen. Später sind einige wesentliche Fortschritte in unsere Kenntniss der Bildungsgeschichte der Retina durch die Beobachtungen von Babuchin gebracht worden [2]). Diese beziehen sich vorzugsweise auf

---

1) On the developement of the Retina etc. in den Philosoph. transactions v. J. 1850, p. 194.

2) Würzburger Naturwissensch. Zeitschr. Bd. IV, 1863, p. 71, Bd. V, 1864, p. 141.

Froschlarven und auf Säugethierembryonen. Ich komme auf dieselben, sowie auf einige kurze Notizen über denselben Gegenstand von Hensen und Ritter unten zurück, und theile hier zunächst im Zusammenhange meine das Hühnchen betreffenden Untersuchungen mit.

Als Ausgangspunkt wählte ich das in Fig. 1, Taf. I dargestellte Stadium in der Entwickelung des Auges, welches der 40. bis 50. Stunde der Bebrütung, also dem Ende des zweiten oder Anfang des dritten Tages entspricht. Das Bild, wie es hier gezeichnet ist, stellt sich dar bei der Seitenlage des frischen, durchsichtigen Embryo, ohne dass es einer besonderen Präparation bedarf. Aeusseres und inneres Blatt der primären Augenblase (a und i) haben sich dicht aneinandergelegt und umschliessen die Linse (l) ziemlich eng. Die Dicke der beiden Blätter stimmt nahezu überein [1]), ebenso wie ihre feinere molekulär körnige, zugleich radiär streifige Structur. Von Pigmentirungen ist auf diesem Stadium noch Nichts entwickelt. Gegen Ende des dritten Tages hat sich das Bild wie Fig. 2 verändert. Der Raum um die Linse, die secundäre Augenblase, (s. a) ist bedeutend erweitert, die Dicke der beiden Blätter der primären Augenblase eine verschiedene geworden. Die des äusseren hat ab-, die des inneren zugenommen [2]), so dass das erstere nur mehr als ein dünner Beleg auf dem letzteren erscheint. Der Uebergang beider Blätter ineinander ist auf dem optischen Querschnitt, wie die Figur ihn darstellt, ebenso wie auf dem wenig reiferen, in Fig. 3 gezeichneten Stadium sehr befriedigend zu übersehen. In letzterem misst die Dicke des äusseren Blattes nur ein Viertel von der des inneren [3]). Im Uebrigen stimmt dies Bild, welches einem 80 Stunden alten Embryo entnommen ist, mit dem vorigen ziemlich genau überein. Die feinere Structur beider erläutern Fig. 4 und 5 [4]), deren erstere sich auf Fig. 2, letztere auf Fig. 3 bezieht. Aeusseres und inneres Blatt bestehen beide aus einer leicht radiär strei-

1) Das äussere Blatt misst 0,022 Mm., das innere 0,038 Mm.

2) Aeusseres Blatt 0,019 Mm., inneres 0,040.

3) Aeusseres Blatt 0,0113 Mm., inneres 0,045. Bei einem anderen Auge, welches um die circa 70. Stunde der Bebrütung gemessen wurde, verhielten sich die beiden Blätter wie folgt: äusseres 0,014 Mm., inneres 0,034 Mm. Bei der ungleichen Entwickelung, welche man an Eiern der ersten Brüttage oft bemerkt, sind diese Zahlen natürlich auch einer gewissen Schwankung unterworfen.

4) Bei 350facher Vergrösserung gezeichnet.

figen Masse, in welche sehr kleine glänzende Körperchen eingebettet sind. Bald nach der 80. Stunde beginnt die Ablagerung schwarzen Pigmentes in der äussersten Schicht des äusseren Blattes, wie Fig. 6 zeigt, einem 100 Stunden bebrüteten Hühnchen entnommen. Es ist das Ende des 4. und der Anfang des 5. Tages, welche diese Veränderung bezeichnen, durch welche das Auge undurchsichtig wird, so dass nun ein Bild des optischen Querschnittes der beiden Blätter der primären Augenblase nicht mehr gewonnen werden kann. Anstatt der Uebergangsstelle des äusseren in das innere Blatt sieht man jetzt nur die durch Mangel des Pigmentes charakterisirte, wie Schöler richtig hervorhebt, ausschliesslich der Retina angehörige embryonale Augenspalte. Die in Fig. 2 und 3 mit x x bezeichneten, in den optischen Querschnitt eigentlich nicht hineingehörenden, noch weit klaffenden Ränder dieser Spalte haben sich genähert, wie in Fig. 7 dargestellt ist, welche Figur die äussere Ansicht des Auges um die 100. Stunde der Bebrütung wiedergibt. Nur über der Linse hat die Vereinigung der Ränder noch nicht stattgefunden. Um diese Zeit konnte ich bei Betrachtung der pigmentirten Schicht von der äusseren Fläche noch keine deutlich getrennten Pigmentzellen wahrnehmen. Solche lassen sich aber erkennen, sobald, wie schon am 6. Tage geschehen, die Pigmentirung intensiver wird. Dann zeigt sich, wie Fig. 9 erläutert, die Pigmentablagerung fleckweise und jeder Fleck von einem zarten hellen Hof umgeben. Es sind offenbar Zellen, deren Kern bei der Flächenansicht durch das Pigment verdeckt wird. Bei der Seitenansicht bemerkt man, dass die äusserlich pigmentirten Elemente kleine Prismen oder Pallisaden darstellen, welche die ganze Dicke des äusseren Blattes der primären Augenblase einnehmen, so dass diese also nur aus einer einzigen Lage von Zellen besteht (Fig. 8). Die Zellenabgrenzung, welche auf diesem Stadium noch sehr undeutlich ist, tritt unter der nun schnell vorschreitenden Grössenzunahme der Pigmentzellen sehr bald schärfer hervor, ebenso der Kern.

Mit dem Auftreten des Pigmentes und der Vergrösserung des Bulbus musste die bisher befolgte Methode der Untersuchung abgeändert werden. Inneres und äusseres Blatt der primären Augenblase waren frisch isolirt zu untersuchen, um den an der Berührungsfläche beider zu erwartenden Entwicklungsstufen der Stäbchen und Zapfen auf die Spur zu kommen. Ich schnitt desshalb die frischen embryonalen Augen im Aequator auf und trennte die Hälften in

mehrere Segmente, an denen sodann im humor vitreus oder Serum die Retina abgelöst wurde. Inneres farbloses und äusseres pigmentirtes Blatt trennten sich bis gegen Ende der embryonalen Entwickelung immer leicht voneinander, erst in den letzten Tagen der Bebrütung haftet das Pigment fester auf der Retina, was auf der Ausbildung der Stäbchen und Zapfen und der Pigmentscheiden für dieselben beruht. Die vom Pigment gelöste Retina wurde stets frisch von der äusseren Fläche und an Umschlagsrändern ohne Anwendung eines Deckglases untersucht, die Pigmentschicht wurde ebenso behandelt und in kleine Stücke zerzupft. Inneres und äusseres Blatt der primären Augenblase berühren sich am 6. Tage und weiter bis zum 9. mit vollkommen glatten Rändern. Das äussere beharrt auf seiner Zusammensetzung aus einer einzigen Schicht von Zellen, deren Pigmentirung die äussere Fläche einnimmt. Das innere Blatt wird nach Aussen durch einen sehr scharfen Contour abgegrenzt. Derselbe entspricht, wie wir weiter sehen werden, der membrana limitans externa, wie wir diese Begrenzung also weiter nennen wollen. Diese Fläche ist es, welche wir zunächst ins Auge zu fassen haben, denn auf ihr sprossen bald Höcker hervor, welche die Anlagen der Stäbchen und Zapfen sind. Noch am 8. und am Anfange des 9. Tages bleibt, wie erwähnt, die limitans externa glatt. Auf Flächenansichten bemerkt man unter ihr in einer feinkörnigen Grundmasse kernartige Gebilde (Fig. 10 und 12), welche der späteren äusseren Körnerschicht angehören. Dass eine solche von einer innern Körnerschicht noch nicht getrennt ist zeigt die Abbildung Fig. 11 vom 8. Tage, einem in Kali bichr. erhärteten Auge entnommen, an welcher l. e. die limitans externa, l. i. die interna bedeuten.

Dies Bild verändert sich im Laufe des 9. oder am Anfang des 10ten Tages, indem auf der m. limitans externa zarte halbkugelige Erhabenheiten auftreten, welche um ungefähr ebensoviel voneinander abstehen als sie selbst Durchmesser haben (Fig. 13 und 14). Anfänglich niedrig und klein, vergrössern sie sich bald am 11. bis 13. Tage (Fig. 16 und 17), wobei ihre halbkuglige Form und das Verhältniss ihrer Dicke zu ihren gegenseitigen Abständen aber wesentlich gleich bleiben. Die Zwischenräume zwischen den Höckern sehen anfänglich molekulär feinkörnig aus, werden dann aber grobkörnig und wachsen deutlich zu kleinen ebenfalls halbkugligen Hervorragungen aus, welche sich zu den grossen etwa wie die Stäbchen zu den Zapfen der menschlichen Retina verhalten (Fig. 19 und 21). Dies Verhält-

niss erhält sich unter fortwährender Grössenzunahme der erwähnten Höcker bis zum 17. Tage der Bebrütung (Fig. 22). Dabei schreitet die Differenzirung der inneren Structur der Retina continuirlich fort. Zunächst scheidet sich die äussere von der inneren Körnerschicht (Fig. 15) am 10. Tage, während am 13. (Fig. 18) auch schon die molekuläre Schicht scharf von der der inneren Körner abgesetzt ist, zugleich die Optikusfasern an der limitans interna immer deutlicher hervortreten.

Mittlerweile sind die anfänglich halbkugligen Höcker auf der limitans externa kegelförmig geworden und schreiten zunächst durch das Auftreten eines kleinen glänzenden Körnchens in ihrem Inneren in ihrer Entwickelung fort (Taf. II, Fig. 1). Dasselbe liegt an der Spitze der Höcker und ist constant in allen denjenigen vorhanden, welche die dünneren, schmaleren sind. Aber auch in den dickeren Elementen bildet sich etwas Aehnliches aus, ein glänzendes Körperchen, das bei der Flächenansicht oft noch von einem helleren Kreise umgeben liegt. Die glänzenden Körnchen sind die Vorläufer der gefärbten Kugeln, welche die Retina des reifen Huhnes wie der meisten Vögel auszeichnen. Denn schon am 18. Tage der Bebrütung bemerkt man einzelne dieser Körnchen tief rubinroth gefärbt (Taf. II, Fig. 2), dazwischen färben sich andere am 19. Tage gelb (Fig. 3). Diese überwiegen schliesslich bedeutend an Zahl, so dass die rothen in ziemlich weiten regelmässigen Entfernungen stehen bleiben, während dazwischen viele gelbe zum Vorschein kommen. Alle werden schon am 20. Tage erheblich grösser (Fig. 4). Endlich sind alle oder fast alle der kleineren, schmaleren Höcker mit solchen gefärbten Kugeln versehen. In den grösseren dagegen treten keine solchen auf. Ueber die gefärbten Kugeln hinaus ragt jetzt, wie die Profilansichten (Fig. 3 und 4 a) lehren, eine feine glänzende Spitze. Dadurch ist jeder Zweifel über die Bedeutung dieser Gebilde gehoben, es sind die sich entwickelnden Zapfen. Höchst merkwürdiger Weise hat sich während dieser Entwickelungsvorgänge der Unterschied im Durchmesser der grösseren und kleineren Höcker, die wir nun als Elemente der Stäbchen- und Zapfenschicht erkannt haben, mehr und mehr ausgeglichen. Die dünnen sind dicker, die dicken aber auch wieder etwas dünner geworden. Aus dem glänzenden Körperchen der dünnen hat sich die rothe oder gelbe Kugel entwickelt, die ähnlichen Gebilde der dickeren Höcker haben dagegen einen anderen Entwickelungsgang genommen. Auf der Flächenansicht (Fig. 2, 3 und 4) zeigen sie

sich als allmählig an Umfang zunehmende Kreise. In der That sind es farblose glänzende Aufsätze auf den Höckern, welche den Zapfenspitzen entsprechen aber nicht zugespitzt endigen, sondern ihre Dicke gleichmässig beibehalten. Es sind die Aussenglieder der Stäbchen.

So sind denn alle Elemente der Stäbchen- und Zapfenschicht, wie wir sie beim erwachsenen Huhn kennen gelernt haben, auf der embryonalen Retina zur Entwickelung gelangt, und das eben auskriechende Hühnchen (Taf. II, Fig. 5) unterscheidet sich mit Rücksicht auf diese Elemente vom erwachsenen (Fig. 6) nur noch durch den geringeren Dickendurchmesser derselben.

Noch ist zu erwähnen, dass in allen Augen von Hühnerembryonen, bei denen die Entwickelung der Stäbchenschicht begonnen hat, die Gegend der ora serrata hinter dem Augengrunde etwas zurücksteht. Dies geht so weit, dass beim eben ausgekrochenen Hühnchen (Fig. 5) die Gegend der ora serrata (Fig. 5 a) etwa das Ansehen bietet wie der Augenhintergrund am 17. Tage der Bebrütung, demnach etwa um 4 Tage zurück ist.

Während dieser Veränderungen an der Oberfläche der m. limitans externa hat sich die anliegende Pigmentschicht so zu sagen indifferent verhalten, d. h. keinerlei andere Veränderungen durchgemacht als mit dem Breiten- und Dickenwachsthum der Zellen und der Ausbildung der Pigmentscheiden nothwendig verbunden sind. An der Bildung der Stäbchen- und Zapfenschicht nimmt sie keinen Theil. Aber auch die Bildung der Chorioides geht unabhängig von ihr von Statten. Die ersten Spuren einer isolirbaren Chorioides beobachtete ich am 9. Tage der Bebrütung. Es ist eine dünne Lage Capillargefässe enthaltenden Bindegewebes, welches sich scharf von der Pigmentschicht abhebt, mit der bereits Knorpel führenden Sclera dagegen inniger zusammenhängt. Dieses Bindegewebe ist vollkommen pigmentlos. Dieser Umstand ist von grosser Bedeutung. Denn wenn eine Proliferation der namentlich auf der äusseren Fläche pigmentirten Zellen des äusseren Blattes der primären Augenblase, wie sie trotz der grössten Aufmerksamkeit den Beobachtern entgangen sein könnte, die Bildung der Chorioides veranlasste, würde die letztere unfehlbar von ihrem ersten Auftreten an Pigment führen. Dies ist nicht der Fall. Die Chorioides nimmt erst später und dann gleichzeitig mit gewissen Theilen der Sclera Pigment in ihren Bindegewebszellen auf.

In Uebereinstimmung mit diesen Beobachtungen steht, was Babuchin über das Schicksal des äusseren Blattes der primären

Augenblase nach Untersuchungen an Hühnerembryonen meldet [1]). Auch er sah aus diesem Blatte ausschliesslich das Pigmentepithel entstehen. Zur Verfolgung der Stäbchen- und Zapfen-Entwickelung schienen ihm Hühnerembryonen »wegen der Kleinheit und Feinheit der Elemente zu schwierig.« Babuchin wandte sich desshalb an Frosch- und Tritonen-Larven. Zapfen und Stäbchen entwickeln sich hier deutlich als Auswüchse der Zellen der äusseren Körnerschicht. Später [2]) fügt Babuchin noch kurz hinzu, dass er auch bei Hühnern und Säugethieren das Auswachsen der Stäbchen und Zapfen aus den äusseren Körnern und »präformirten Ausläufern« derselben beobachtet habe, giebt über die Zeit dieser Entwickelung aber Nichts an. Auf die übrigen werthvollen Angaben Babuchin's, die Differenzirung der anderen Retinalschichten betreffend, will ich hier als unserem Zwecke ferner liegend nicht weiter eingehen. Ebenso hebe ich aus Hensen's Aufsatz »zur Entwickelung des Nervensystemes« in Virchow's Archiv Bd. XXX. p. 76. nur das hervor, dass auch er bei Hühner- und Säugethierembryonen das Pigment in dem äusseren Blatte der primären Augenblase auftreten sah, während das innere Blatt zur Retina wird, »doch machen«, fährt Hensen fort, »die äusseren Theile der Stäbchen davon vielleicht eine Ausnahme, da sie mit den Pigmentzellen vom äusseren Theil der Augenblase gebildet zu werden scheinen.« Diese Annahme bestätigt sich weder für die Vögel noch für die Säugethiere.

Ich will nun noch in der Kürze mittheilen, was ich über die Entwickelung der Retina bei Säugethieren beobachtet habe. Feine Schnitte durch erhärtete Embryonen früher Entwicklungsstadien sind sehr geeignet, die Metamorphose des äusseren Blattes der primären Augenblase in die Pigmentzellen wie beim Hühnchen zu demonstriren [3]). So zeigen mir die durch einen 2 Ctm. langen Kaninchenembryo gelegten Schnitte ungefähr wie die von Babuchin l. c. Bd. V., Taf. IV. Fig. XIV gegebene Abbildung von dem Auge eines Maus-Embryo, aufs Deutlichste, wie das innere Blatt, die eigent-

1) l. c. IV, p. 81.

2) l. c. V, p. 142.

3) Zur Erhärtung lege ich Embryonen in 1—2procentige Lösung von Kali bichromicum oder in Müller'sche Flüssigkeit und nach ein- bis zweiwöchentlicher Einwirkung in absoluten Alcohol, oder erst in Holzessig und dann in Alcohol.

liche Retina, und das äussere, die einfache Lage von Pigmentzellen, vorn am Linsenrande in einander übergehen, wobei die Pigmentirung erst eine kurze Strecke hinter dem Umschlagsrande anfängt. Die Grenze des inneren Blattes gegen die leicht abhebbaren Pigmentzellen bildet eine scharf gezeichnete Linie der späteren membrana limitans externa entsprechend. Von Stäbchen und Zapfen ist Nichts vorhanden, ebenso ist eine Chorioides als besondere Haut noch nicht differenzirt.

Von frischen Rindsembryonen untersuchte ich 15, 20 und 25 Ctm. lange Exemplare. Bei allen diesen schloss die Retina gegen die einfache Lage der Pigmentzellen mit der membr. limitans externa scharf ab, von Stäbchen und Zapfen zeigte sich keine Spur. In den in Müller'scher Flüssigkeit und in 20% Salpetersäure erhärteten Augen der 15 und 20 Ctm. langen Embryonen konnte die Nervenfaserschicht der Retina zwar deutlich erkannt werden, die übrigen Schichten waren jedoch noch nicht scharf voneinander getrennt und bestanden ausschliesslich aus Spindelzellen mit langen an den membranae limitantes abgestutzten Ausläufern und längsovalen Kernen.

Vom Schaaf standen mir frische Embryonen von 2, von 3½, von 7, von 14 und von 30—35 Ctm. Länge zur Disposition, letztere fast oder ganz ausgetragen. Unter diesen fanden sich Stäbchen und Zapfen nur bei den bereits behaarten, fast ganz ausgetragenen Embryonen vor. Dieselben überragten die membr. limitans externa auf ganz ansehnliche Strecke, waren aber kürzer und vor Allem viel feiner als bei erwachsenen Thieren. Den genannten jüngeren Embryonen fehlten dieselben dagegen noch vollständig. Auch die scharfe Schichtung der Retina entwickelt sich erst spät, denn sie fehlt dem 14 Ctm. langen Embryo noch theilweise, insofern sich hier zwar Faser-Ganglienzellen- und Molekulär-Schicht unterscheiden liessen, die äussere von der inneren Körnerschicht aber noch nicht deutlich getrennt war. Bei den früheren Stadien wurden mit Ausnahme der Opticusfaserschicht nur spindelförmige, radiäre Faserzellen mit längsovalen Kernen und dreieckigen Anschwellungen nach den membranae limitantes hin als Elemente der Retina erkannt. Die Pigmentschicht zeigte sich bei den jüngsten Schaafembryonen von 2 und 3½ Ctm. Länge in so fern eigenthümlich, als sie in mehreren Schichten übereinander liegende Kerne enthielt und nur in der innersten, der limitans externa angrenzenden Schicht pigmentirt war. Die Pigmentzellen stellen auf diesem Stadium noch ziemlich langgestreckte, palli-

sadenähnlich gruppirte Zellen dar, die sich später bei einem grösseren Wachsthum in die Fläche verkürzen. Von einer Chorioides war auf diesem Stadium noch Nichts vorhanden. Eine solche ist aber bei dem 7 Ctm. langen Embryo mit sehr weiten Capillaren deutlich entwickelt aber pigmentlos, enthält dagegen bei dem 14 Ctm. langen Embryo bereits stern- und spindelförmige Pigmentzellen.

Geht aus diesem Befunde beim Schaaf hervor, dass die Entwickelung der Stäbchen auch bei den Säugethieren der Differenzirung der übrigen Schichten verhältnissmässig spät nachfolgt und erst an das Ende des embryonalen Lebens fällt, so tritt dies Verhältniss in noch überraschenderer Weise bei jungen Kaninchen und Katzen hervor. Beide Thiere besitzen bei der Geburt noch keine Spur von Stäbchen und Zapfen. Die Blindheit der Neugeborenen beruht also nicht allein in der Verklebung der Augenlider, der Verschluss hat vielmehr seinen inneren Grund in der noch mangelnden Ausbildung der Retina. Beim neugeborenen Kätzchen finde ich die Retina vollständig glatt durch die scharfe Linie der m. limitans externa abgeschlossen, beim Kaninchen erheben sich über dieselbe eben die ersten Spuren ausserordentlich kleiner Höcker, welche der Flächenansicht ein gleichmässig körniges Ansehen geben. Diese wachsen innerhalb der ersten acht Tage langsam zu sehr feinen Stäbchen aus, ohne dass ich dickere Elemente, Zapfen zwischen ihnen bemerken konnte. Beim Kätzchen konnte ich am 4. bis 5. Tage nach der Geburt die Anlage der Zapfen und Stäbchen erkennen, die ersteren als grössere, etwa 3 Mik. im Durchmesser haltende, die der Stäbchen als viel feinere, kaum messbare, höchstens $\frac{1}{2}$ Mik. im Durchmesser betragender Höckerchen. Die Flächenansicht ändert sich wenig bis zum 8.—9. Tage, wo sich die Augenlider öffnen. Die Umschlagsränder der Retina zeigen aber eine langsame Zunahme der Stäbchen an Länge. Am 13. Tage nach der Geburt sind dieselben lang fadenförmige Gebilde ähnlich wie beim erwachsenen Thier aber von viel grösserer Feinheit. Ueber die Fortbildung der Zapfen, welche auch beim erwachsenen Thier einen nur geringen Durchmesser besitzen, vermag ich nichts weiter auszusagen. Bei der neun Wochen alten Katze sind die Stäbchen 1,5, die Zapfen 3 Mik. dick.

Indem ich die frische Retina des 4—5 Tage alten Kätzchen mit Ueberosmiumsäure behandelte, konnte ich dieselbe durch Zerzupfen sehr gut in quere Blätter spalten und über die Beschaffenheit der

einzelnen Schichten Folgendes feststellen. Die Stäbchen waren nur eben als kleine Höcker über der m. limitans externa angedeutet; die äussere Körnerschicht besass eine sehr ansehnliche Dicke (im Hintergrunde des Auges wie in der Nähe der ora serrata 0,130 Mm., während die ganze Dicke der Retina dort 0,3 Mm. betrug) und bestand aus etwa 12 Lagen längsovaler nach Aussen und Innen fein zugespitzter Körner mit unterbrochenen Querstreifen; die Zwischenkörnerschicht ist deutlich; die innere Körnerschicht besteht aus einigen Lagen von Kernen, kuglige und ovale, mit deutlichem Kernkörperchen, Radialfasern sind sichtbar; molekuläre Schicht wie beim erwachsenen Thier; in der Ganglienzellenschicht grosse runde Kerne mit grossen Kernkörperchen, die Zellsubstanz zwar meist unverkennbar um die Kerne vorhanden, aber nicht deutlich nach Aussen abgegrenzt; zarte, ungemein feine Optikusfasern; die radialen Stützfasern mit deutlichen kegelförmigen Anschwellungen an der m. limitans interna.

Beim Menschen fällt die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen wie bei den Wiederkäuern, welche wie der Mensch mit offenen Augenlidern geboren werden, vor die Geburt. Die Retina des neugeborenen Kindes ist geschichtet wie die des Erwachsenen. Hinreichend frische Embryonen aus den letzten Monaten der Schwangerschaft kamen mir nicht in die Hände, so dass ich die Bestimmung der Zeit, zu welcher die erste Bildung der Stäbchen vor sich geht, späteren Untersuchungen vorbehalten muss. In der 24. Woche fand ich noch keine Spur derselben. Ritter behauptet allerdings [1]), dass der von ihm untersuchte menschliche Foetus aus der zehnten Woche in allen Theilen fertig gebildete Stäbchen besessen habe, mit Hülle, Inhalt und centralem, knopfförmig angeschwollenem Faden, von welchen Theilen ich freilich auch beim Erwachsenen Nichts zu unterscheiden vermag.

IV. Ueber die Verschiedenheiten von Stäbchen und Zapfen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Function.

Mit der Erweiterung unserer Kenntnisse des Baues und Vorkommens der beiden verschiedenen Elemente der percipirenden Schicht der Netzhaut, der Stäbchen und Zapfen, tritt die Frage an

1) Die Structur der Retina etc. p. 32 u. 52.

uns heran, ob dadurch Anhaltspunkte gewonnen seien, der bis dahin unbekannten physiologischen Verschiedenheit der genannten Elemente auf die Spur zu kommen. Ich glaube, dass sich jetzt wenigstens die Richtung, in welcher diese Unterschiede zu suchen sind, mit einiger Sicherheit bezeichnen lässt, und möchte im Nachfolgenden meine bezüglichen Ansichten kurz darlegen.

Die anatomischen Grundlagen, auf welche wir uns dabei zu stützen haben, sind kurz recapitulirt folgende:

1) Die Verschiedenheit der Grösse und Gestalt. Diese drückt sich namentlich in dem sogenannten Innengliede aus, welches bei den Stäbchen immer von dem Aussengliede scharf abgesetzt ist, und auch bei den Zapfen als Zapfenkörper vom sogenannten Zapfenstäbchen differirt. Die Innenglieder bestehen bei Stäbchen wie bei Zapfen aus einer im ganz frischen Zustande fast structurlos erscheinenden, aber sehr schnell nach dem Tode und in fast allen conservirenden Flüssigkeiten mehr oder weniger deutlich körnig gerinnenden Substanz, welche, nach mikrochemischen Reactionen zu urtheilen, mit Eiweisssubstanzen, z. B. Protoplasma junger Zellen, die meiste Aehnlichkeit besitzt. Eine wesentliche Verschiedenheit zwischen der Substanz der Innenglieder von Zapfen und Stäbchen besteht darin, dass gewisse Concentrationsgrade der Ueberosmiumsäurelösung in den Zapfenkörpern eine parallele Längsstrichelung sehr deutlich machten, die ich unter gleichen Verhältnissen an den entsprechenden Theilen der Stäbchen nicht bemerken konnte (Taf. III, Fig. 8). Die absoluten Dickendurchmesser der Innenglieder geben keinen durchgreifenden Unterschied ab, denn wenn z. B. an der menschlichen Retina der Zapfen an den bei weitem meisten Stellen reichlich doppelt so dick als das Stäbchen ist, werden die Zapfenkörper der fovea centralis ganz ebenso dünn wie Stäbcheninnenglieder. Die Aussenglieder bestehen aus einer viel stärker lichtbrechenden, nach dem Tode in anderer Weise gerinnenden Substanz als die Innenglieder. Körnig wie Protoplasma wird diese Substanz nicht, sie erhärtet entweder als eine homogene Masse oder schrumpft in eigenthümlichen Verbiegungen mit Spaltungserscheinungen namentlich in querer aber auch in der Längs-Richtung. Dass eine Hülle und ein Inhalt, eine Rinde und ein centraler Faden an ihnen zu unterscheiden sei halte ich, wie bereits angeführt, für äusserst unwahrscheinlich. Die Aussenglieder der Stäbchen sind cylindrisch, wobei eine ganz geringe Abnahme des Dickendurchmessers nach der

Chorioides zu vorkommen kann (Frosch), die der Zapfen haben dagegen eine ausgesprochen kegelförmige Gestalt, indem sie ihre Basis dem bereits stark verjüngten Zapfenkörper, die feine Spitze dem Pigment zukehren. Hier endigt die letztere oft früher als die benachbarten Aussenglieder der Stäbchen, so dass dann die Stäbchen länger sind als die Zapfen.

2) Eine sehr bemerkenswerthe Verschiedenheit zwischen Stäbchen und Zapfen macht sich geltend in den von ihnen ausgehenden, der äusseren Körnerschicht angehörenden Fasern. Diese besitzen bei den Zapfen eine ansehnliche, unter Umständen 2—5 Mik. betragende Dicke, erscheinen hie und da fein längsstreifig, wie aus Fibrillen zusammengesetzt, und lösen sich stets an der oberen Grenze der Zwischenkörnerschicht in eine nicht näher bestimmte Anzahl feinster Fäserchen auf, welche sich in dieser Schicht verlieren. Die von den Stäbchen ausgehenden Fasern dagegen sind von kaum messbarer Dicke, lassen sich übrigens auch nur bis an die Zwischenkörnerschicht verfolgen, an deren oberer Grenze sie mit einer kleinen Anschwellung zu endigen pflegen, deren Bedeutung noch dunkel ist. Jede Stäbchen- und jede Zapfenfaser steht an einer Stelle ihres Verlaufes mit einer Zelle, einem äusseren Korn in Verbindung, so dass die äusseren Körner in Stäbchen- und Zapfenkörner unterschieden werden müssen, von denen die letzteren wenigstens bei Säugethieren grösser als die ersteren sind. Beiderlei Faserarten tragen die Merkmale von Nervenfasern an sich, sie sind den Fasern der Optikusschicht der Retina sehr ähnlich, dagegen von den bindegewebigen Stützfasern in mannigfacher Beziehung verschieden.

3) Am gelben Fleck der menschlichen und Affen-Retina finden sich ausschliesslich Zapfen. Doch schon an seiner Peripherie stellen sich Stäbchen zwischen den Zapfen ein, und wenige Millimeter von der Mitte der macula lutea nach Aussen sind deren bereits zwei bis drei zwischen je zwei Zapfen, wie es dann bis zur ora serrata constant bleibt. Wie sich die Zapfen am gelben Fleck häufen, nehmen die Zapfen- und auch die noch einzeln zwischen ihnen liegenden Stäbchenfasern einen schiefen Verlauf an, indem sie vom Centrum des gelben Fleckes meridional- und vorwärts strahlig divergiren, um erst nach kürzerer oder längerer Abweichung von der radialen Richtung die Zwischenkörnerschicht zu erreichen.

4) Bei den meisten Säugethieren ist das Mengenverhältniss der Stäbchen und Zapfen zueinander ganz ähnlich wie beim Menschen.

mit Ausnahme natürlich des gelben Fleckes. Bei manchen fehlen aber die Zapfen gänzlich. Es sind das diejenigen Thiere, welche im Dunkeln zu leben vorziehen, Fledermäuse, Igel, Maulwurf, Maus und wahrscheinlich noch eine ganze Menge anderer. Beim Kaninchen, welches bekanntlich im Naturzustande in unterirdischen Gängen lebt, sind zwar Andeutungen von Zapfen vorhanden, doch scheinen diese ganz rudimentär zu sein. Die Katze hat deutliche aber dünne Zapfen, welche zerstreut stehen, so dass die doppelte bis dreifache Quantität Stäbchen zwischen ihnen Platz findet im Vergleich zur menschlichen Retina.

5) Die Vögel haben viel mehr Zapfen wie Stäbchen, so dass letztere etwa stehen wie die Zapfen beim Menschen. An den beiden foveae centrales der Falken-Retina finden sich nur Zapfen. Aber die Eulen gleichen fast den Fledermäusen, in ihrer Retina sinken die Zapfen gänzlich zurück, während die Zahl der Stäbchen enorm zunimmt. In der Eulenretina kommen nur in ziemlich grossen Zwischenräumen zerstreute Zapfen vor, und über diese drängen sich die Stäbchen mit ihren sehr langen Aussengliedern so zusammen, dass erstere schwer zu finden sind.

6) Die Zapfen der Vögel sind durch ein sehr eigenthümliches Merkmal ausgezeichnet. Die bei weitem grösste Zahl derselben besitzt an der Spitze des Innengliedes unmittelbar vor der Stelle, wo sich das Aussenglied anschliesst, eine bei Säugethieren, so viel bis jetzt bekannt ist, allgemein fehlende Einlagerung, eine stark lichtbrechende Kugel, meistens intensiv gelb oder roth gefärbt. Die gelben sind zahlreicher, die rothen seltener. Die gefärbten Kugeln haben einen Durchmesser genau entsprechend den Basen der Aussenglieder, so dass letztere kein Licht erreichen kann, welches die Kugeln nicht passirte. Diejenigen wenigen Zapfen, welche der gefärbten Kugel entbehren, enthalten an der entsprechenden Stelle eine farblose stark lichtbrechende Kugel. Die wenigen Zapfen, welche die Eulen besitzen, sind mit blassgelben oder farblosen Kugeln ausgerüstet. Rothe fehlen in der Eulenretina gänzlich (Strix aluco, noctua und flammea).

7) Unter den Reptilien scheinen einige (die Schildkröten) den Vögeln im Bau der Retina zu gleichen. Eidechsen und Schlangen besitzen nur Zapfen, und zwar einige mit gelben Pigmentkugeln an derselben Stelle wie in den Zapfen der Vögel (Lacerta, Anguis fragilis), andere ohne solche (Chamäleon, Schlangen).

8) Die Amphibien (Frösche, Kröten, Tritonen und Salamander) haben gewaltig dicke Stäbchen, aber sehr kleine Zapfen, in jedem der letzteren findet sich eine hellgelb gefärbte oder eine farblose Kugel an der Grenze von Innen- und Aussenglied.

9) Die Knochenfische besitzen, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, Stäbchen und Zapfen wie die Säugethiere, letztere ohne Pigmentkugeln. Die Rochen und Haifische entbehren dagegen der Zapfen gänzlich, wie die Fledermäuse unter den Säugethieren.

10) Der Unterschied, welcher sich bei Säugethieren und Fischen in der Dicke der Stäbchen- und Zapfenfasern so auffällig geltend macht, fällt bei den Vögeln und Amphibien nicht in die Augen. Wie sich diejenigen Reptilien verhalten, deren Retina Stäbchen und Zapfen besitzt (es scheinen dies nur die Schildkröten zu sein), ist noch nicht ausgemittelt.

Die Organisation des gelben Fleckes und der fovea centralis der menschlichen Retina gibt uns den Beweis, dass die Zapfen allein nicht nur zum Sehen ausreichen, sondern auch entschiedene physiologische Vorzüge vor den Stäbchen besitzen. Aber auch die Stäbchen reichen zum Sehen allein aus, denn die Fledermäuse und einige andere oben genannte Säugethiere entbehren der Zapfen gänzlich. Bei der sonst vollkommenen Organisation ihres Auges wird ihnen Niemand die Fähigkeit zu sehen absprechen wollen. Aber diese Säugethiere ohne Zapfen in der Retina ziehen die Dämmerung oder Nacht dem Tageslichte vor. Man könnte hiernach die Frage stellen, welche durch die Retina zu vermittelnde Empfindung im Dämmerlichte nicht zur Geltung komme, und so einen Rückschluss auf die Bedeutung der Zapfen versuchen. Bezeichnen wir mit Aubert[1]) die drei Grundempfindungen des Gesichtssinnes mit den Ausdrücken Lichtsinn, Farbensinn und Raumsinn, so erhellt sogleich, dass der Lichtsinn oder die Fähigkeit quantitative Lichtdifferenzen zu empfinden die Grundbedingung jedes auch des einfachsten Sehorganes ist. Ein einziges Nervenende, mit andern Worten ein einziges Stäbchen würde für diesen Zweck genügen. Sind viele Stäbchen zu einem lichtpercipirenden Organ vereinigt, so schliesst sich dem Lichtsinn nothwendig der Raumsinn an, welcher eine Folge der gleichzeitigen

1) Physiologie der Netzhaut, erste Hälfte, 1864, Einleitung.

Erregung mehrerer distinct empfindender Punkte ist. Ihrer bekannten Organisation gemäss wird den Augen aller Wirbelthiere der Licht- und der Raumsinn zugesprochen werden müssen. Die zapfenlose, nur stäbchenführende Retina der Fledermäuse, des Igels, des Maulwurfs wird nach Licht- und Raumsinn von der stäbchenlosen nur zapfenführenden Retina der Schlangen und Eidechsen im Princip nicht abweichen, denn Zapfen wie Stäbchen sind Nervenenden, welche Licht percipiren müssen, durch deren Vielheit und mosaikartige Anordnung aber das anatomische Substrat auch für den Raumsinn gegeben ist. Es lässt sich erwarten, dass der Lichtsinn bei den in der Nacht fliegenden Fledermäusen stärker entwickelt sei, als bei den im Sonnenschein spielenden Schlangen, so dass erstere noch viel Licht empfinden, wo letzteren dunkle Nacht zu herrschen scheint. Dies würde darauf hindeuten, dass die Stäbchen für quantitative Lichtperception einen Vorzug vor den Zapfen besitzen.

Es bleibt der Farbensinn, die Fähigkeit der Perception qualitativer Lichtdifferenzen übrig. Wenn wir von unserer eigenen Empfindlichkeit für Farbendifferenzen ausgehen, wie wir es natürlich müssen, da wir für die Beurtheilung von Sinneseindrücken keinen anderen sicheren Maassstab als den unserer eigenen Sinnesorgane kennen, so ergeben die einfachsten Versuche, dass mit der Abnahme der Beleuchtung, also mit dem Eintritt der Dämmerung und der Nacht die Fähigkeit für die Farbenperception verhältnissmässig früh aufhört. Wir können des Abends Gegenstände noch sehr wohl scharf unterscheiden, sind aber über deren Farbe oder über Farbendifferenzen vollkommen im Unklaren. Wie Aubert [1]) bemerkt, ändert sich bei abnehmender Beleuchtungsintensität zunächst Farbenton und Farbennüance der Pigmente, Zinober wird Dunkelbraun, Orange dunkel und rein Roth, Grün und Hellblau sehen ganz gleich aus etc. Dann schwindet die Empfindung der Farbe gänzlich, und es bleibt nur das Gefühl von Lichtdifferenzen übrig, der Art, dass bei gewisser Lichtintensität (auf schwarzem wie auf weissem Grunde) Rosa und Gelb am hellsten, etwas dunkler Grün und Hellblau, fast schwarz Blau, ganz schwarz oder am dunkelsten Orange, Dunkelgrün und Roth erscheinen. Für ein Thier, welches nur des Nachts auf Raub ausgeht oder in unterirdischen Höhlen lebt, gibt es also keine Farben,

1) Physiologie der Netzhaut p. 126 ff.

es bleibt nur die Möglichkeit übrig, die auch bei geringer Lichtintensität fortbestehenden Helligkeitsdifferenzen der Farben zu unterscheiden. Ist der Farbensinn an ein bestimmtes anatomisches Substrat, an besondere Nervenendapparate der Retina gebunden, zu welcher Annahme wir nach der Young-Helmholtz'schen Theorie hinreichende Berechtigung haben, so lässt sich erwarten, dass diese Apparate den ausschliesslich im Dunkeln lebenden Thieren fehlen. So kommen wir folgerichtig auf die Vermuthung, die Zapfen möchten die Nervenendorgane des Farbensinnes sein. Es wird sich nun darum handeln, diese Vermuthung nach anderen Richtungen hin auf ihre Glaubwürdigkeit zu prüfen.

Ich mache noch einmal darauf aufmerksam, dass die Zapfen nicht als Organe angesprochen werden sollen ausschliesslich für die Perception der Farben bestimmt. Der Farbensinn begreift den Lichtsinn in sich, und insofern die Perceptionsapparate des Farbensinnes vielfach nebeneinander mosaikartig angeordnet liegen, dienen sie zugleich dem Raumsinne. Die Frage kann also nur die sein: Ist es wahrscheinlich, dass den Zapfen neben der Bedeutung, welche ihnen im Dienste des Licht- und Raumsinnes zukommt, auch noch die Vermittelung der Farbenperception obliege, und haben wir Grund, den Stäbchen die Theilnahme an der Farbenempfindung abzusprechen.

Die erste Stelle bei der Prüfung dieser Angelegenheit werden selbstverständlich die anatomischen und physiologischen Verhältnisse der menschlichen Netzhaut einnehmen. Die Fähigkeit Farben zu percipiren kommt unserer Retina in ihrer ganzen Ausdehnung zu. Aber die Feinheit der Farbenempfindung nimmt von der Stelle des directen Sehens in allen Meridianen der Netzhaut schnell ab. Dies lehren übereinstimmend die Versuche von Purkinje, Hueck, Helmholtz, Aubert und Schelske. Einen sehr wesentlichen Einfluss übt dabei, abgesehen von der Art der Farbe, die Grösse des farbigen Objectes aus, ferner ob dasselbe in Bewegung ist oder sich in Ruhe befindet, wie uns Aubert in sehr genauen Versuchsreihen bewiesen hat [1]. Seine Tabellen und die sehr instructive graphische Darstellung einer seiner Versuchsreihen (blau auf weissem Grunde) [1] beweisen zugleich, dass die Empfindlichkeit für Farben nicht in allen Meridianen der Netzhaut ganz gleichmässig abnimmt, sondern an der inneren (medialen)

1) l. c. p. 116 ff.

Seite sich am längsten erhält. Nach Aubert werden farbige Quadrate von 1 Mm. □ bei 20 Ctm. Entfernung, also 17′ 12″ Gesichtswinkel, wenn sie in Bewegung sind, vollkommen farblos bei einer Abweichung von der Gesichtslinie von 13—21°, wenn wir die Mittelzahlen seiner Versuchsreihen für Gelb, Roth, Grün und Blau auf weissem Grunde wählen oder bei $17\frac{1}{2}$°, wenn wir von den 4 Mittelzahlen wieder das Mittel ziehen. Eine solche Abweichung von der Gesichtslinie bei 20 Ctm. Entfernung entspricht etwa 4 Mm. Abstand von der Mitte des gelben Fleckes, d. h. einer Stelle wo nach den vorliegenden Angaben über die Ausdehnung des gelben Fleckes bereits jeder Zapfen von zahlreichen Stäbchen umgeben ist. Unzweifelhaft stimmen danach im Allgemeinen die Structurverhältnisse der menschlichen Retina mit der Voraussetzung überein, dass die Zapfen die Elemente für die Farbenperception, die Stäbchen dagegen ungeeignet zur Farbenempfindung seien. Einer specielleren Durchführung der Frage, in wie weit die Resultate jedes einzelnen der Aubert'schen Experimente mit der Vertheilung der Stäbchen und Zapfen der menschlichen Retina in Zusammenhang zu bringen sind, müssen genauere Bestimmungen der successiven Veränderungen im Durchmesser der Zapfen und Zapfenzwischenräume in der Umgebung des gelben Fleckes nach den verschiedenen Meridianen vorausgehen, welche wir noch nicht besitzen.

2) Eine wesentliche Unterstützung gewährt unserer Ansicht von der Bedeutung der Zapfen als Farben percipirender Organe die Beschaffenheit der die äussere Körnerschicht durchsetzenden Zapfenfasern. Dieselben sind beim Menschen, bei den Säugethieren und den Fischen um ein Vielfaches dicker als die Stäbchenfasern, und lösen sich an der Zwischenkörnerschicht in viele feine Fasern auf. Diese können nach dem feinstreifigen Ansehn, was die dicksten Zapfenfasern des Menschen darbieten (vergl. Taf. III, Fig. 8), als präformirt angesehen werden, ja der Zapfenkörper selbst scheint aus Fasern zusammengesetzt. Nach der bekannten Young-Helmholtz'schen Theorie der Farbenempfindung sind mindestens drei verschiedene Faserarten für diese letztere nöthig. Jedenfalls ist die Farbenperception ein complicirterer Vorgang als die einfache Lichtperception, sie setzt eine Vielheit verschiedener Nervenfasern voraus, welche zu letzterer nicht unumgänglich sind. Sind aber die Zapfen die Elemente

---

1) l. c. p. 121.

zum Farbensehen, so wird entweder für jede Farbe eine bestimmte Art von Zapfen vorhanden sein müssen, oder jeder Zapfen ist fähig, alle Farben zu empfinden. Im ersteren Falle wird eine einzige Faser genügen, die durch ihn vermittelte Thätigkeit weiter zu leiten, im letzteren wird jeder Zapfen mit einem Bündel von Fasern zusammenhängen müssen.

In der menschlichen Netzhaut sowie in der der Säugethiere und Fische kommen derartige Unterschiede der Zapfen nicht vor, dass wir für jede Grundfarbe eine besondere Art derselben annehmen könnten. Alle Zapfen sehen sich wesentlich gleich, und alle gehen in ein Bündel von Nervenfasern aus, welche sich an der oberen Grenze der Zwischenkörnerschicht theilen. Hiernach erscheint es wahrscheinlich, dass jeder Zapfen sehr verschiedene Farbenempfindungen zu vermitteln vermag.

3) Eine weitere Bestätigung dieser Hypothese von der Bedeutung der Zapfen sehe ich im Bau der Vogelretina. Die Zapfen derselben enthalten zum grossen Theile an einer bestimmten Stelle eine durchsichtige farbige Kugel eingebettet. Hensen ist, soviel ich sehe der erste, welcher andeutet [1], dass der Sinn derselben darin gefunden werden könne, dass sie gewisse Strahlen absorbiren, welche nicht zur Perception gelangen sollen. In der That kann die Existenz der gedachten farbigen Kugeln in den Zapfen keinen anderen Grund haben, als den, dass die Strahlen, welche percipirt werden sollen, durch die farbige Masse hindurch gehen müssen. Trifft auf diese Weise den Zapfen an seiner percipirenden Stelle immer nur farbiges Licht, so wäre es eine Ungereimtheit daran zu zweifeln, dass derselbe der Farbenempfindung diene. Nicht alle Zapfen aber bekommen bei den Vögeln gleichfarbiges Licht. Die meisten enthalten gelbe Kugeln, welche viel violett und blau absorbiren [2]. Eine geringere Zahl ist mit tief rubinrothen Kugeln ausgerüstet, welche fast nur roth durchlassen. Hier scheint also die an der menschlichen Retina vermisste Einrichtung zu bestehen, dass für die Perception verschiedener Farben auch verschiedene Arten von Zapfen existiren. Hiermit stimmt in merkwürdiger Weise überein, dass die von den Zapfen der Vogelretina ausgehenden Fasern in ihrer Dicke von den dünnen

1) Virchow's Archiv etc. Bd. XXXIV, p. 403

2) Vergl. meine kleine Schrift: Ueber den gelben Fleck der Retina etc. Bonn 1866.

Stäbchenfasern kaum verschieden sind. Nun gibt es in der Vogelretina noch eine dritte Art Zapfen, das sind die farblosen. Diese könnten sich in derselben Lage befinden wie die menschlichen, und zur Perception aller Farben organisirt sein. Dann müssten sie mit dicken Nervenfasern in Verbindung stehen. Es ist mir nicht gelungen, eine solche Verschiedenheit zu erkennen. Sonach wäre es auch denkbar, dass sie allein oder wesentlich der Empfindung des Violett dienten, welches in den gelben und rothen Pigmentkugeln absorbirt wird, von denen erstere die Grün, letztere die Roth empfindenden Elemente sein würden.

Eine weitere Bedeutung erhalten diese Betrachtungen durch das Verhalten der Eulenretina. Während bei allen andern (Tag-) Vögeln die Zahl der Zapfen in der ganzen Retina bedeutend die der Stäbchen überwiegt, wonach also der Farbensinn bei den Vögeln entsprechend der Farbenpracht ihres Gefieders, ausserordentlich fein entwickelt zu sein scheint, fehlen bei den Eulen die Zapfen fast vollständig, wogegen die Entwicklung der Stäbchen einen sehr hohen Grad erreicht. In der Dämmerung gibt es keine Farben. Was soll also die Eule mit den farbenpercipirenden Elementen? Zur Unterscheidung dessen, was im Halbdunkel von den Farben übrig bleibt, nämlich ihrer verschiedenen Helligkeitsgrade, genügen die dem Lichtsinn dienenden Stäbchen. Die Reste von Zapfen aber, welche der Eule bleiben, sind noch mit gelblichen Pigmentkugeln versehen. Sie absorbiren Violett und Blau schwach, der geringen Intensität ihrer Farbe gemäss, doch aber wahrscheinlich genug, um die letzten Spuren der im Dämmerlicht vorhandenen derartigen Strahlen von den gegen intensiver photochemisch wirkendes Licht äusserst empfindlichen Zapfen abzuhalten.

Dass auch dem gelben Pigment der macula lutea der menschlichen Netzhaut wahrscheinlich eine ähnliche Bedeutung zukomme mit Rücksicht auf die vornehmlich stark photochemisch wirkenden violetten Strahlen habe ich in meiner oben citirten Abhandlung über den gelben Fleck angedeutet.

Ist nach dem Vorstehenden meine Voraussetzung, dass die Stäbchen den Licht- und Raumsinn, die Zapfen daneben auch noch den Farbensinn vermitteln, im Allgemeinen als wohlbegründet zu erachten, so darf doch nicht verkannt werden, dass wir noch weit entfernt sind, alle Räthsel der Verschiedenheit beider Elemente gelöst zu haben. Namentlich bezüglich des Raumsinnes walten einige schwer verständ-

liche Verhältnisse ob, welche darin gipfeln, dass unzweifelhaft die Stäbchen bezüglich des Raumsinnes hinter den Zapfen zurückstehen. Die Feinheit des Raumsinnes hängt wesentlich von der Grösse und Zahl der in einem gegebenen Abschnitt der percipirenden Fläche nebeneinander gelegenen percipirenden Punkte ab. Ist dies der Fall, so muss bezüglich der Beziehung zum Raumsinne zwischen Stäbchen und Zapfen ausser ihrer ungleichen Grösse noch ein Unterschied existiren. Sonst bleibt es unerklärlich, warum an der Peripherie des gelben Fleckes mit dem Auftreten der Stäbchen zwischen den Zapfen mit dem Farbensinn auch der Raumsinn sich wesentlich verschlechtert. Denn die Querschnitte der Stäbchen, welche sich zwischen die Zapfen drängen, sind nicht grösser, vielmehr kleiner als die der Zapfen. Man sollte also umgekehrt eine Verfeinerung des Raumsinnes erwarten. Dass die mangelhafte Centrirung der brechenden Medien beim indirecten Sehen einen Einfluss übe entsprechend dem, wie viel wir an der Peripherie des gelben Fleckes schlechter sehen, kann ich nach den Erfahrungen an anderen optischen Systemen nicht glauben. Es bleibt also kaum eine andere Annahme übrig als die, dass die Zapfen als Vermittler des Raumsinnes Etwas vor den Stäbchen voraus haben. Worin soll dies aber liegen? Vielleicht in der faserigen Beschaffenheit des Zapfenkörpers und der Dicke der Zapfenfaser, so dass der Zapfen nicht bloss mit Rücksicht auf den Farbensinn sondern auch mit Beziehung auf den Raumsinn als ein zusammengesetzter Körper gegenüber dem einfachen Stäbchen zu gelten habe? Ich muss gestehen, dass ich für diese Ansicht wenig Berechtigung sehe. Denn das Zapfen*stäbchen* oder das Aussenglied scheint doch ein durchaus homogenes, einfaches Element zu sein, ebenso wie es die Aussenglieder der Stäbchen sind. Und fände sich hier wirklich allgemeiner eine Längsstreifung, wie sie von mir an den ganz frischen Stäbchen von Rana temporaria wahrgenommen wurde, und liesse sich nachweisen, dass dieselbe auf einer faserigen Structur beruhe, so fehlte doch immer noch die Vorrichtung zum Isoliren der in die Einzelfasern eingetretenen Strahlenbündel. Denn wie die Aussenglieder durch Pigment und eine schwächer brechende Substanz, als ihre eigene ist, von einander gesondert sind, durch welche Einrichtung der Uebertritt der Lichtstrahlen aus einem Element in das andere verhindert wird, so müssten die hypothetischen Einzelbestandtheile eines Aussengliedes auch wieder wenigstens nach dem Brechungsverhältniss differiren, wovon aber Nichts zu sehen ist. Es ist sehr

wohl möglich, dass Licht, welches im Zapfenstäbchen gebrochen und reflectirt auf die Stelle der Vereinigung von Innen- und Aussenglied zurückgelangt, hier je nach seiner Farbe die verschiedenen Fasern des Innengliedes qualitativ verschieden afficirt. Aber dass das aus einem Zapfenstäbchen zurückkehrende Licht den Eindruck vielfach gesonderter räumlicher Empfindung machen könne, wenn auch noch so viele Einzelfasern des Innengliedes ihre Enden diesem Lichte entgegen richten, scheint mir nicht wohl annehmbar.

Möglich dass die Verschiedenheit in dem Werthe der Stäbchen und Zapfen als Elemente des Raumsinnes eine einfache Folge ihrer Verschiedenheit gegenüber dem Farbensinn ist. Sollte nicht der Umstand, dass die Zapfen neben den verschiedenen Helligkeitsgraden auch die Farben der Gegenstände zur Perception bringen, allein ausreichen, ihren höheren Werth auch im Dienste des Raumsinnes zu erklären? In Ermangelung anderer Anhaltspunkte gebe ich diese Frage zu weiterer Erwägung.

Von gänzlich unbekanntem Einflusse ist weiter die verschiedene Gestalt und Länge der Aussenglieder von Stäbchen und Zapfen innerhalb einer und derselben Retina, und die sehr bedeutende Variation in der Länge der Aussenglieder namentlich der Stäbchen bei verschiedenen Thieren. Ueber diese Verhältnisse kann eine gedeihliche Discussion natürlich erst eingeleitet werden, wenn man sichere Anhaltspunkte gewonnen hat zur Beurtheilung der Function der Aussenglieder überhaupt. Entweder die Aussenglieder stehen in Continuität mit den sicher nervösen Innengliedern und gehören zu den percipirenden Theilen, sie sind dann als die äussersten Nervenendgebilde die recht eigentlich specifischen Lichtempfindungsapparate. Oder aber die Aussenglieder stellen, was wir nach dem Obigen für das Wahrscheinlichere halten müssen, als von den Innengliedern scharf abgesetzte, chemisch und physikalisch von deren Substanz total verschiedene Gebilde rein optisch wirkende Reflexionsapparate dar, welche dazu bestimmt sind, das durch die Innenglieder an und in sie einfallende Licht auf dieselben Innenglieder zurückzuwerfen. Bekanntlich hat E. Brücke lange vor der Entdeckung der Radialfasern der Retina, zu einer Zeit, wo man die Stellen für die Lichtempfindung noch in die Optikusschicht verlegte und den Unterschied von Innen- und Aussenglied der Stäbchen nicht kannte, die Ansicht ausgesprochen, die Stäbchen hätten vermöge ihrer eigenthümlichen Brechungsverhältnisse den Zweck, das aus den durchsichtigen inne-

ren Retinalschichten in sie eintretende Licht, soweit es nicht von den Pigmentscheiden absorbirt werde, genau auf dieselben Elementarfasern der Nervenschicht zurückzuwerfen, durch welche es seinen Weg zu den Stäbchen hin genommen hatte [1]. Die Angaben Brücke's sind in den Hintergrund getreten, seit H. Müller seine Ansicht entwickelt hat, dass die Stäbchenschicht die Schicht der Nervenendapparate sei, und dass jedes Stäbchen und jeder Zapfen einen percipirenden Elementartheil darstelle. Aber was Brücke damals von den physikalischen Verhältnissen der Stäbchen gesagt hat, bleibt richtig und muss auch bei den Fortschritten unserer Kenntniss über die Lage der Nervenenden in der Retina Berücksichtigung finden. Zu einer solchen ergibt sich meines Erachtens eine neue Gelegenheit, seit man erkannt hat, dass an den Stäbchen ganz allgemein die schwächer lichtbrechenden Innenglieder durch eine scharfe Grenze von den stärker brechenden Aussengliedern geschieden sind [2]. Dass erstere Nervenenden darstellen, hat die Anatomie bewiesen, für letztere bleiben die Brücke'schen Angaben in Kraft. Hiernach hätte man sich vorzustellen, wie bereits oben ausgeführt wurde, dass die percipirende Stelle des Stäbchens die Grenzfläche des Innengliedes gegen das Aussenglied sei. Die in das Aussenglied eintretenden Lichtstrahlen würden nach Abzug der am dunkeln Pigment absorbirten Lichtmenge durch Reflexion wieder zu dieser Grenzschicht zurückkehren, wo dann bei der Einfallsrichtung von hinten nach vorn die Strahlen die hintere Fläche des Innengliedes zu reizen und die Perception einzuleiten hätten. Ein Theil

1) Brücke in Müller's Archiv 1844 pag. 447 sagt: „Offenbar muss das (Licht), was nicht absorbirt wird, auf irgend einem Wege zur Ausbreitung der Sehnerven zurückgelangen, und falls es nicht genau dieselben Elemente trifft, welche es schon einmal durchströmt hat, das deutliche Sehen wesentlich stören. Das Licht muss alo hinter der tunica nervea entweder vollständig absorbirt werden, oder es muss durch einen hinter derselben liegenden optischen Apparat je zu denselben Sehnervenelementen zurückgeführt werden, welche es schon einmal durchströmt hat. Beide Principe finden wir in den Augen der Wirbelthiere angewendet, und beiden dient die Schicth der stabförmigen Körper" (inclusive Pigment).

2) Vergl. meine observationes de retinae structura penitiori Fig. 4d; und namentlich W. Krause in den Gött. Nachrichten 1861, No. 2. Januar 16. Vergl. ferner die Figuren Taf. III vom Menschen, Taf. II und IV von Thieren am Schlusse dieser Abhandlung.

der Lichtstrahlen muss aber bei der Verschiedenheit der Brechungscoefficienten von Innen- und Aussenglied schon bei dem Versuch, in das Aussenglied zu gelangen, an der vorderen Grenzfläche des letzteren reflectirt werden, und trifft zurückkehrend sogleich die percipirende Fläche des Innengliedes. So wäre es möglich, dass nur solches Licht zur Perception käme, welches rückläufig die Nervenenden trifft, wodurch eine unvermuthete Uebereinstimmung mit den Augen der wirbellosen Thiere hergestellt wäre, deren percipirende Elemente bekanntlich dem einfallenden Lichte zugekehrt sind. Es leuchtet ein, dass nur bei solchem Hergange das Tapetum der Chorioides vieler Thiere eine Erklärung findet. Denn nur wenn gespiegeltes Licht zur Perception gelangen kann, hat der Spiegel, den das Tapetum darstellt, einen Sinn. Je mehr Licht aber durch Spiegelung auf die Innenglieder der Stäbchen zurückgeworfen wird, um so entwickelter muss der Lichtsinn sein. Diess stimmt insofern, als z. B. den Raubthieren, den Wiederkäuern und dem Pferd, welche ein Tapetum besitzen, die Fähigkeit, sich auch in tiefster Dämmerung oder in der Nacht zurechtzufinden, bekanntermaassen sehr ausgesprochen zukommt. Wenn der Eule dagegen ein Tapetum fehlt, so könnte hier möglicherweise die ganz ungewöhnliche Länge der Stäbchen compensirend wirken. Auch ist es sehr bemerkenswerth, das die Eulen, wie ich gefunden habe, der sonst bei Vögeln sehr ausgebildeten Pigmentscheiden auf grössere Tiefe zwischen den Stäbchen entbehren, so dass es nicht gelingt, beim Abheben der Retina von der Chorioides das Pigment auf den Stäbchen zu erhalten. Offenbar wird hier also weniger Licht absorbirt, damit um so mehr reflectirt werde.

Ich bin mit dieser unsere bisherigen Anschauungen über das Zustandekommen der Gesichtswahrnehmungen wesentlich modificirenden Theorie auf einem Punkte angelangt, wo eine neue Reihe von Beobachtungen ihren Anfang nehmen muss. Es wird sich jetzt darum handeln, die Innen- und Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen von dem neuen Gesichtspunkte aus den genauesten Untersuchungen zu unterwerfen. Davon, dass beide sehr verschiedene Gebilde sind und durch eine dünne besondere Schicht einer schwachlichtbrechenden Substanz von einander geschieden sind, wird sich Jeder, zumal am Frosch, wo die Stäbchen sehr gross sind, bei Untersuchung der frisch in dem beim Oeffnen des Auges ausfliessenden Serum zerzupften Retina überzeugen. Ebenso verhält es sich

mit den Zapfenstäbchen. Aber wie wichtig ist es jetzt, um den Gang der Lichtstrahlen in dem als Hohlspiegel wirkenden reflectirenden Aussengliede verfolgen zu können, die verschiedenen Gestalten der letzteren zu berücksichtigen, und um die Richtung der einfallenden Strahlen genauer angeben zu können, die Innenglieder auf das Genaueste darauf zu durchmustern, welche Einrichtungen sie besitzen, um Licht zu concentriren, wie solche z. B. bei Reptilien und Amphibien vorzukommen scheinen. Wir müssen somit genauer als es bisher irgendwo geschehen ist, auf den Bau der Stäbchen und Zapfen selbst eingehen. Diese Untersuchung denke ich zum Inhalte einer späteren Mittheilung zu machen.

V. Schema des Bindegewebsgerüstes und der nervösen Elemente der Retina.

Die schematische Zeichnung der nervösen Elementartheile der Retina, welche ich auf Taf. VIII, Fig. 2 gegeben habe, bedarf nach dem Vorangegangenen kaum mehr einer Erläuterung. Bezüglich der Stäbchen- und Zapfenschicht sowie der die äussere Körnerschicht zusammensetzenden Stäbchen- und Zapfenkörner und deren Fasern hält sich die Zeichnung streng an das Beobachtete. In der Zwischenkörnerschicht findet eine so innige Verflechtung von bindegewebigen und feinsten nervösen Fasern statt, dass eine isolirte Darstellung letzterer nur einzeln und auf kurze Strecken ausführbar ist. Genaueres über den Verlauf der einzelnen Fasern dürfte hier kaum je auszumitteln sein. Dass die innere Körnerschicht wesentlich Nervenzellen enthält, kann nicht mehr bezweifelt werden, seit ich Fäserchen von derselben Feinheit, Vergänglichkeit und varikösen Beschaffenheit wie die Stäbchenfasern mit ihnen in Verbindung sah. Ob aber die nervösen inneren Körner immer nur zwei Ausläufer besitzen, wie ich bei Falco buteo auf das Deutlichste gesehen habe, oder auch multipolaren Ganglienzellen gleichen können (nach Ritter beim Wallfisch mit drei Fortsätzen), lasse ich dahin gestellt. Die in Rede stehenden Zellen sind bei Säugethieren entschieden grösser und an Zellsubstanz um den Kern reicher als bei den Vögeln, was in Zusammenhang mit einer bei ersteren grösseren Zahl von Fortsätzen stehen könnte. Beim Falken sah ich die nervösen Fasern

dieser Schicht in ähnlicher Weise schief zwischen den rein radialen Stützfasern angeordnet, wie dies am gelben Fleck des Menschen und Affen und nach H. Müller beim Chamäleon in der äusseren Körnerschicht vorkommt. Dickere Nervenfasern, wie sie in der äusseren Körnerschicht als Zapfenfasern vorkommen, sind mir in der inneren nie aufgestossen. Die centralen Fortsetzungen der nervösen Fasern der inneren Körnerschicht bilden in der sogenannten molekulären Schicht der Retina (g. g) ein dichtes Fasergewirr. Ich habe dasselbe mittelst der schwachen Chromsäurelösungen hier zuerst nachgewiesen, und in seiner innigen Verbindung mit dem spongiösen Bindesubstanz-Netz, welches dieser Schicht ihr charakteristisch körniges Ansehn gibt, beschrieben [1]). Nach meinen neueren Erfahrungen muss ich immer noch die gedachten dünnen Chromsäurelösungen für das beste Mittel zur Darstellung der feinen Nervenfasern der molekulären Schicht halten, wie sich auch Deiters zur Isolirung der feinsten Ganglienzellen-Ausläufer im Gehirn und Rückenmark keiner besseren Methode zu bedienen wusste. Jodserum leistet, wenn man es mit der Maceration glücklich trifft, auch Vorzügliches. Was für verschiedene Form und Grösse auch die Elemente der folgenden Schicht, die Ganglienzellen (h. h), haben mögen, darin scheinen sie alle unter einander übereinzustimmen, dass sie viele fein getheilte Fortsätze in die molekuläre Schicht senden, während sie andrerseits mit den Fasern der Optikusschicht (i. i) in Verbindung stehen. Dies Verhältniss hebt unter allen bisherigen Forschern am schärfsten Ritter nach seinen Untersuchungen am Wallfischauge hervor. [2]). Genauere, speciell auf diese Schicht gerichtete Studien, die ich nicht angestellt habe, werden gewiss mehr ins Einzelne gehende Resultate liefern. Die Zellen gleichen bezüglich ihrer verschiedenen Bestandtheile den Nervenzellen des Gehirns und Rückenmarkes, entbehren also einer besonderen Zellmembran. Sie liegen nackt im spongiösen Bindegewebe, wie die Zellen der Ganglien (des Sympathicus) nackt in ihrer ebenfalls bindegewebigen, kernhaltigen Hülle gelagert sind. Was Ritter von einer sie umhüllenden glashellen Membran sagt, welche sich auch auf die Fortsätze erstrecken soll, wäre gegenüber den vielen gegentheiligen Behauptungen besser zu begründen gewesen.

1) Observationes de retinae structura etc. p. 25.

2) l. c. p. 41.

Dunkelrandige Nervenfasern kommen in der Optikusschicht beim Menschen nicht vor. Ebenso verhalten sich die meisten Säugethiere. Die Ausnahme, welche Kaninchen und Haase machen, indem hier blendend weisse markhaltige Fasern in zwei Büscheln von der Sehnervenpapille in die Retina ausstrahlen, ist bekannt. Das Aufhören der Markscheide ist ein sehr allmähliges, daher ist nicht zu entscheiden, wo die Faser den Charakter eines nackten Axencylinders annimmt. Die Blässe der Contouren, welche die Optikusfasern der Retina im frischen Zustande zeigen, und die Abwesenheit jeder Art von Gerinnungsfiguren, welche selbst geringe Mengen von Nervenmark bei Behandlung mit conservirenden Flüssigkeiten annehmen, machen es mir unzweifelhaft, dass die Bezeichnung der Nervenfasern der Optikusschicht als »nackte Axencylinder« von der Wahrheit nicht weit abweicht. Ebensolche Fasern kommen in der grauen Substanz des Hirnes vor. Sehr bemerkenswerth ist die verschiedene Dicke der Fasern der Optikusschicht. Es finden sich neben Fasern von 1—2 Mik. Dicke unmessbar feine, welche den Stäbchenfasern der äusseren Körnerschicht Nichts nachgeben. Die feinen Varikositäten, welche diese Fasern bei Behandlung mit sehr dünnen Chromsäurelösungen oder Jodserum annehmen, müssen den Ausgangspunkt bilden für Jeden, der sich von dem diagnostischen Werth dieser eigenthümlichen Bildung eine klare Vorstellung machen will.

Auch das Schema der bindegewebigen Grundlage der Retina (Taf. VIII, Fig. 1) findet wesentlich im Obigen bereits seine Erklärung. Zudem kann ich bezüglich dieses Theiles der Retinalgewebe in allen Stücken auf die Darstellung in meiner früheren Retinaabhandlung verweisen. Ich beschränke mich daher hier auf die Auseinandersetzung über einige streitig gewordene Punkte.

Die Grenzschichten des Bindegewebes der Retina sind die membranae limitantes. Ueber diese herrscht bei den neueren Autoren keine vollständige Uebereinstimmung. Was zunächst die von Pacini mit den Namen der limitans belegte m. limitans interna betrifft, so muss ich nach erneuter Untersuchung derselben meine frühere, von Schelske und Anderen adoptirte und erweiterte Ansicht, dass diese Haut wesentlich durch die verbreiterten Enden der radialen Stützfasern und ein sie verbindendes Netzwerk entstehe, aufrecht erhalten. Wenn Kölliker den innigen Zusammenhang von Radialfasern und limitans interna bezweifelt [1], und letztere überall

1) Gewebelehre 4. Aufl. 1863, p. 666.

als eine selbstständige Bildung ansprechen möchte, so weiss ich dies nicht anders zu erklären, als dass die m. hyaloidea zur Retina gerechnet worden ist. Die häufig sehr innige Verklebung und Verwachsung der Oberfläche des Glaskörpers mit der membrana limitans hat Henle veranlasst, diese Membran limitans hyaloidea zu nennen [1]), wodurch die betreffende Haut vortrefflich bezeichnet wäre, wenn wir nicht Gründe hätten, die limitans und die hyaloidea auseinanderzuhalten. Letztere, wenn sie als hautartige, ablösbare Grenzschicht des Glaskörpers existirt, was nicht bei allen Thieren und jedenfalls nicht in allen Lebensaltern der Fall ist, gehört, sie mag sich leicht oder schwer von der Retina lösen lassen, ihrer Entwickelung nach zum Glaskörper, die limitans ist aber ein integrirender Bestandtheil der Retina. Die häufig eintretende Verklebung Beider kann uns nie und nimmer berechtigen, sie in eins zu ziehen und einer der beiden Häute ausschliesslich zuzurechnen, deren jeder nur eine Hälfte gehört. Die limitans interna markirt sich an Querschnitten der Retina, so viel ich sehe, immer nur als eine einfache Linie. Dieselbe entsteht durch die scharf abgeschnittenen, kegelförmigen Enden der Stützfasern. Es kommt vor, dass die Kegelbasen benachbarter Fasern nicht mit einander verschmelzen. Dann besteht keine zusammenhängende limitans. Es erhellt, dass die limitans interna nicht mehr Berechtigung als Membran zu gelten hat als die limitans externa, mit welchem Namen ich die Grenzschicht des Retinalbindegewebes nach aussen von der äusseren Körnerschicht benannt habe, im Querschnitt repräsentirt durch die von H. Müller sogenannte »Stäbchenkörnerlinie.« Von der limitans interna zwar dadurch wesentlich unterschieden, dass sie von allen Stäbchen und Zapfen durchbrochen wird, da wo deren Innenglieder an die äussere Körnerschicht angrenzen, während die lim. interna, auch wenn sie Löcher besitzt, nirgends von Elementen der Retina durchbohrt wird: gleicht sie dieser durchaus in ihrer Beziehung zu dem Stützfasergewebe der Retina. Sie ist die zu einer festeren, membranartigen, nach aussen glatt begrenzten Grenzschicht sich verdichtende Bindesubstanz der Retina. Auf den Namen kommt wenig an, so kann ich es verstehen, wenn H. Müller meinte [2]), »das was man sonst eine Haut nennt«, sei »hier in den

1) Handbuch der Anatomie Bd. II. p. 641.

2) Ueber das Auge des Chamäleon, p. 30.

meisten Fällen sicherlich nicht da«. weshalb er den Ausdruck m. limitans externa lieber nicht eingeführt sähe. Die limitans interna kann wirklich öfter auf grössere oder kleinere Strecken abgelöst werden, was bis jetzt von der lim. externa Niemand beobachtet zu haben scheint. Aber beim Abheben ersterer sehe ich immer die Reste der abgerissenen Radialfasern an ihrer inneren Fläche hängen, es ist also bei dieser Ablösung keine Membran von einer von ihr verschiedenen Unterlage scharf abgehoben, sondern die festere Cohärenz der membranartig verschmolzenen Radialfaserenden hat die Trennung der weichen Radialfasern in ihrer Substanz selbst ermöglicht, so dass sie beim Zerzupfen der Retina durchrissen, während die feste gemeinschaftliche Endausbreitung aller im Zusammenhang blieb. Man begreift, dass auch die limitans interna keine Membran der Retina im strengen Wortsinne ist. Behält man aber für sie den einmal gebräuchlichen Namen bei, so dürfte sich gegen die Einführung des andern, der limitans externa, schwerlich etwas einwenden lassen, der denn auch eine Zahl neuerer Forscher wie Manz, Ritter, Kölliker und Henle zugestimmt haben. Ich verglich die limitans externa in meiner ersten Mittheilung (l. c. p. 16) einem Eierbrett, an welchem die äusserste Lage der äusseren Körner die Eier darstellen sollte. Dies bedarf einer Berichtigung, indem, wie ich jetzt finde und wie auf allen dieser Abhandlung beigegebenen betreffenden Figuren auch abgebildet ist, Stäbchen- oder Zapfenkörner niemals in den Löchern der Membran stecken, sondern immer unter derselben liegen. Die Löcher der limitans externa werden also ausgefüllt von den inneren, zu den äusseren Körnern strebenden Enden der Stäbchen und Zapfen, welche, namentlich bei den Stäbchen, oft fein faserartig ausgezogen sind. Einen überzeugenden Beweis für die Nothwendigkeit der Unterscheidung einer besonderen Grenzschicht an der äusseren Seite des Retinalbindegewebes liefert die Untersuchung embryonaler Netzhäute. Wie oben erwähnt worden ist, findet sich vor der Entwickelung der Stäbchen und Zapfen eine ausserordentlich scharfe Begrenzung der Retina gegen das Pigment, auf Durchschnitten solcher Netzhäute eine Grenzlinie, welche der späteren limitans externa an Schärfe nicht das Mindeste nachgibt. Dieselbe ist viel deutlicher als die limitans interna sich in den ersten Stadien der Entwickelung abgrenzt. Der Lage nach entspricht sie der inneren Grenzschicht der Hirnventrikel. Sie bildet die innere Auskleidung der primitiven

Augenblase, und da diese der Höhle der Hirnventrikel äquivalent ist, so haben beide gleiche morphologische Bedeutung. Es ist nicht uninteressant, dass Durchschnitte durch embryonale Gehirne, wie ich sie z. B. beim Hühnchen vom 9. Tage der Bebrütung, Kaninchen von 9''' und Schaafembryonen von 7 Ctm. Länge gezeichnet habe, eine scharfe, aus dreieckig angeschwollenen, verschmolzenen Zellenfortsätzen bestehende Grenzschicht an der inneren Oberfläche der Ventrikel zeigen, welche in jeder Beziehung der limitans externa der Retina gleicht, während nach der Pia mater zu an der äusseren Fläche noch keine so scharfe Grenzlinie hervortritt und überhaupt nie zur Entwickelung kommt, wenn auch die Andeutungen der radialen Stützfasern und ihre kegelförmigen Anschwellungen nicht fehlen, die nach F. E. Schulze[1]) auch beim Erwachsenen z. B. auf der Oberfläche des kleinen Hirns deutlich wahrzunehmen sind. Hier legt sich die Pia mater als eine accessorische Bindegewebshaut an, ganz entsprechend dem Glaskörper und seiner m. hyaloidea an der limitans interna. Wie dann das Epithel des Ependyma oder besser das Endothel nach His[2]) als eine viel spätere Bildung auftritt, so ist es mit den analogen, epithelartig auf der limitans externa hervorsprossenden Stäbchen und Zapfen, welche morphologisch dem Ventrikelepithel entsprechen.

Beide Grenzmembranen der Retina werden von den radialen Stützfasern und einem zwischen diesen ausgebildeten bald gröberen bald feineren Netzwerk von Bindesubstanz untereinander verbunden. Die Fasern werden häufig nach ihrem Entdecker die Müller'schen Fasern genannt. Ritter will dagegen allein den nervösen Radialfasern den Namen der Müller'schen vindiciren. Die radialen Stützfasern, wie wir diese Fasern nennen wollen, erheben sich wie Bäume mit ihren Wurzeln aus der m. limitans interna, und reichen zum Theil bis zur limitans externa, zum andern Theil hören sie in dem Geflecht der Zwischenkörnerschicht auf oder enden auch wohl schon noch früher. Sie stehen in meridionalen Reihen und bilden so gewissermaassen meridional verlaufende Scheidewände, Blätter, zwischen denen die nervösen Bestandtheile der Retina sich einlagern. Diese Blätter stehen aber so dicht aneinander, dass zwischen je zweien im Allgemeinen höchstens ein Zwischenraum von dem Durchmesser einer Ganglienzelle übrig bleibt. Zwischen den Enden dieser

1) Ueber den feineren Bau der Rinde des kleinen Gehirns, Rostock 1863.
2) Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1865.

Fasern an der limitans interna verlaufen die Optikusfasern, welche also durch die Reihen der Stützfasern in Bündel abgetheilt werden. Diese sowohl als die Ganglienzellen sind von einem Netzwerk faseriger und blattartiger Ausläufer der radialen Stützfasern umsponnen. Eine ganz eminente Feinheit und Dichte erreicht dieses Netzwerk in der molekulären Schicht (Fig. 1, g, g). Der Charakter der Netzformation variirt etwas bei verschiedenen Thieren. Am deutlichsten habe ich die Einzelfasern in der Retina der Plagiostomen gesehen, von wo ich in meinen Observationes etc. Fig. 5 eine Abbildung gab. Die Treue derselben, sowie die Richtigkeit meiner damaligen Beschreibung hat sich mir bei allen späteren, auf dieses Netzwerk gerichteten Untersuchungen bestätigt, so dass ich abweichenden Ansichten gegenüber nur auf jene und auf meine Vertheidigung derselben in meinem Buche über den Bau der Nasenschleimhaut (Halle 1862, p. 29 Anmerkung) verweisen muss. Jodserum und Ueberosmiumsäure in passenden Concentrationsgraden geben ganz dieselben Bilder, wie die mittelst der dünnsten, weniger erhärtenden, als macerirenden Chromsäurelösungen erhaltenen Präparate. Auch von anderer Seite sind vielfache Bestätigungen meiner Ansicht über die Natur dieses Bindesubstanznetzwerkes eingegangen, so namentlich von Deiters bezüglich der Bindesubstanz der grauen Massen des Hirns- und Rückenmarkes, denen ich eine gleiche spongiöse bindegewebige Grundlage zuschrieb, wie der molekulären Substanz der Retina, von Kölliker, der sich im Wesentlichen meiner Darstellung angeschlossen hat, und von Ritter[1]), der nur darin irrt, wenn er meint, es hätten sich meine Untersuchungen über das in Rede stehende Gewebe nur auf den Frosch erstreckt, auch hätte ich die Natur desselben nur geahnt, ihm sei es dagegen vorbehalten geblieben, die rechte Klarheit über dasselbe zu verbreiten. Hätte sich Ritter die Mühe genommen, meine Arbeiten im Original nachzusehen, so würde er gefunden haben, dass meine Angaben wie Abbildungen sich ebenso gut auf Säugethiere und Fische beziehen, wie auf den Frosch. Und wer die Tafel meiner Observationes etc. vergleicht mit den Abbildungen zu Ritter's beiden citirten Abhandlungen, dürfte nicht in Zweifel sein, wer von uns beiden der Ahnende und wer der Wissende gewesen. In der innern Körnerschicht sind die Seitenästchen der Radialfasern viel grobmaschiger verflochten

1) Graefe's Archiv etc. 1865, Bd. XI, Abth. I, p. 179. Die Structur der Retina etc. p. 2 u. ff.

und umschliessen die ziemlich ansehnlichen nervösen Zellen dieser Schicht. Aehnlich aber zarter, und nur in geringer Menge vorhanden ist das Bindegewebsgerüst der äusseren Körnerschicht. Am deutlichsten entwickelt habe ich es bei Vögeln gesehen (Taf. II, Fig. 3), wenn es gelang, die Blätter der Retina in radialer Richtung so abzuspalten, dass die Stützfasern von nervösen Elementen, Stäbchen- und Zapfenkörnern, nicht bedeckt lagen. Sehr feinmaschig geflochten ist dagegen wieder das Gerüst der Zwischenkörnerschicht (Taf. VIII, Fig. 1, d d), welches im Wesentlichen ganz mit dem der molekulären übereinstimmt.

Es ist bekannt, dass in den radialen Stützfasern Kerne liegen. Ich habe nie mehr wie einen in einer Faser gesehen und diesen immer innerhalb des Bezirkes der inneren Körnerschicht, was ganz mit den Untersuchungen H. Müller's u. A. übereinstimmt. Die Kerne haften hier meist der Faser seitlich an, wie in einem Divertikel derselben eingebettet (Fig. VII, Fig. 8 b, e′), oder ohne dass man die Art der Verbindung näher anzugeben wüsste (ebenda Fig. 8 c, e′, Taf. VIII, Fig. 1, e′). Diese Kerne sind eiförmig, mit der langen Axe der Faserrichtung parallel, homogen und mit deutlichem Kernkörperchen versehen. Dass feinkörniges Protoplasma in erheblicher Menge sie umgebe, habe ich nie gesehen. Grösse, Gestalt und mangelndes Protoplasma unterscheiden diese Kerne meist sehr bestimmt von ihren nächsten Nachbarn, den eigentlichen innern Körnern, Zellen, welche zu dem nervösen Apparat gehören (Taf. VII, Fig. 7 b von der Ratte, Fig. 8 c vom Kaninchen und Fig. 10 vom Hund). Bei den Vögeln, bei denen die Zahl der inneren Körner verhältnissmässig sehr gross und ihr Durchmesser ein geringer ist, habe ich Kerne an den radialen Stützfasern nur mit Mühe finden können. Taf. V, Fig. 17 stellt eine solche Faser mit Kern vom Falken dar, während die Fig. 16 von demselben Thier in der inneren Körnerschicht gezeichneten zelligen Elemente alle zu den eigentlichen inneren Körnern gehören. Ausser diesen zelligen Elementen oder Kernen des bindegewebigen Stützapparates, welche ganz constant sind, kommen vereinzelt solche in der faserigen inneren Abtheilung der äusseren Körnerschicht am gelben Fleck, in der Zwischenkörnerschicht und in der molekulären Schicht vor. Bei Fischen giebt es, wie zuerst H. Müller beschrieb und ich in meiner älteren Retinaarbeit näher ausgeführt habe, eine innere Abtheilung der Zwischenkörnerschicht, ein stratum intergranulosum fenestratum, wie ich

es damals nannte, in welchem charakteristische Zellen und Kerne bindegewebiger Natur liegen. Bald sind es Fasernetze, in deren Knotenpunkten oder zwischen denen Kerne eingebettet sind, bald liegen hier, wie bei Barsch und Kaulbarsch, mehrere Lagen sternförmiger abgeplatteter Zellen übereinander vor. Wie ich früher hervorgehoben und durch Abbildungen vom Rochen erläutert habe (l. c. pag. 13, Fig. 5 u. 6), handelt es sich hier um glatte Zellen, die in ihrer Substanz in das faserige und reticuläre Bindegewebe der Retina übergehen, und mit Rücksicht auf die Frage nach der Entwickelung dieses Bindegewebes ein hohes Interesse besitzen. Ich kann hier nur auf das damals Gesagte zurückverweisen. Dass die Substanz dieser Zellen nicht nur zu einem netzförmig gestrickten, sondern auch zu parallel-faserigem Gewebe, wie fibrilläres Bindegewebe, sich umwandeln kann, davon liefert die Retina des Barsches (Perca fluviatilis) überraschende Präparate. Wie bei den Fischen solche Zellen und Zellenreste, die entschieden der Bindesubstanz der Retina angehören, zwischen äusserer und innerer Körnerschicht massenweise vorkommen, so werden Andeutungen davon auch noch bei anderen Wirbelthieren sich vorfinden. Dieser Punkt bleibt späteren Forschern empfohlen.

Zur Bindesubstanz der Retina sind endlich die Blutgefässe derselben zu rechnen, welche sich beim Menschen in allen inneren Schichten bis dicht an die Zwischenkörnerschicht erstrecken. Namentlich bei den grösseren derselben ist der Uebergang ihrer äusseren Wand in das retikuläre Bindegewebe bei vorsichtigen Isolirungen in ganz ähnlicher Weise wie in den Lymph- und lymphoiden Drüsen wahrzunehmen. Einer kurzen Notiz zufolge[1]) hat His in der Retina Andeutungen derselben perivasculären Lymphbahnen beobachtet, wie er sie um die Blutgefässe der Hirnsubstanz nachwies. Wir dürfen ausführlicheren Mittheilungen über diesen Gegenstand entgegensehen. Ein nicht geringes Interesse bieten die Resultate der von Hyrtl[2]) und von H. Müller[3]) bei verschiedenen Wirbelthieren ausgeführten Injectionen in so fern, als durch sie nachgewiesen wurde, dass Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische der Blutgefässe in der Retina ganz entbehren, viele Säugethiere

1) Zeitschr. für wissensch. Zoologie Bd. XV, 1865, pag. 140.

2) Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien Bd. XLIII, p. 207.

3) l. c. VIII, p. 97. Würzburger naturwiss. Zeitschrift Bd. II, p. 64, 222

aber, abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten, Blutgefässe nur in einem kleinen, dem Optikuseintritt benachbarten Gebiet besitzen, so der Haase nur soweit seine Retina durch markhaltige Fasern in der Optikusschicht undurchsichtig ist, das Pferd in einem den Sehnerven nur um wenige Millimeter rings überschreitenden Felde. Da das Blut, wie ich finde, schon in den dünnsten Schichten viel Violet absorbirt, so kann die An- oder Abwesenheit der Blutgefässe nicht gleichgültig für den Sehact sein. Es wäre von Interesse, die Beziehungen zwischen den Verschiedenheiten im Vorkommen der Blutgefässe und der verschiedenen Sehschärfe der Thiere, so viel es angeht, einer Prüfung zu unterwerfen. Eine experimentelle Begründung dieser meiner Vermuthung über den Einfluss des Blutes auf den Sehact könnte sich möglicher Weise aus dem Studium der Veränderungen des Blutes bei Santoningenuss ergeben.

VI. Methode der Untersuchung.

Für die Benutzung der Ueberosmiumsäure, welcher die im Vorstehenden niedergelegten neuen Beobachtungsresultate vorzugsweise zu danken sind, hält man sich am passendsten eine einprocentige Lösung vorräthig, welche man im Mensurircylinder je nach Bedürfniss verdünnen kann. Ich habe mich bei der Retina mit Vortheil der bis zu $^1/_{10}$ Procent verdünnten Lösungen bedient. Die stärkeren von 1—$^1/_4$ % wirken schnell erhärtend ohne jedoch interstitielle Gerinnungen zu erzeugen, schon nach $^1/_2$stündiger Einwirkung derselben auf isolirte Retinastücke lassen sich diese durch Zerzupfen nach der Richtung der Radialfasern in Blätter spalten, in welchen sich die Stäbchen- und Zapfenfasern erkennen und wenn sie nicht schon zu brüchig geworden sind, isoliren lassen, während die bindegewebigen Radialfasern noch wenig deutlich hervortreten. Solche Präparate können ohne Schaden bis 24 Stunden und länger in der Lösung liegen bleiben und werden dann behufs der Untersuchung in Wasser ausgewaschen, worin man sie auch Tage lang aufbewahren kann. Jedoch schreitet dabei die Erhärtung auch des bindegewebigen Stützapparates allmählig voran, ebenso wie die dunkle Färbung im Wasser noch nach und nach zunimmt. Die Herstellung des mikroskopischen Präparates selbst habe ich immer in Wasser vorgenommen. Die schwarze Farbe, welche das Präparat schon in den ersten Minuten nach dem Einlegen anzunehmen beginnt, ist zuerst

eine in allen Schichten ziemlich gleichmässige. Später stellen sich oft geringe Unterschiede heraus, indem die Optikusfaser- die molekuläre und die Zwischenkörnerschicht die intensivere Farbe zeigen. Bei Fröschen und Fischen färben sich bei weitem am intensivsten die Aussenglieder der Stäbchen. Man erhält hier namentlich nach längerer Einwirkung Präparate, an welchen das Aussenglied tief schwarz, das Innenglied fast ungefärbt ist, und beide sich haarscharf abgränzen. Bei Säugethieren tritt dieser Unterschied in der Färbung ebenfalls ein, jedoch nicht constant und unter Umständen, die ich nicht anzugeben vermag. Die Grenze zwischen Innenglied und Aussenglied wird jedoch immer auf das schärfste markirt, wesshalb ich zum Studium der Stäbchen kein besseres Mittel anzugeben vermag als die Ueberosmiumsäure. Concentrationsgrade von $^1/_5$ % an abwärts wirken nicht mehr vorwiegend erhärtend, sondern zugleich macerirend, so dass beim Zerzupfen die Brüchigkeit des Präparates in den Hintergrund tritt, die Fasern, namentlich die nervösen, dagegen auf längere Strecken erhalten werden können. Meist genügt ein Einlegen von 12—24 Stunden zur Erzielung der vollen Wirkung. Selten hat längeres Liegenlassen einen Vortheil, oft dagegen einen Nachtheil, so dass ich häufig die Säurelösung mit reinem Wasser vertauscht habe. In den schwächeren Lösungen stellen sich auch an den feinsten Nervenfasern, wenn sie erhalten sind, Varikositäten ein. Ein Hauptvortheil der Ueberosmiumsäure besteht darin, dass die Elemente des bindegewebigen Stützapparates später erhärten als die nervösen, ein anderer ist der, dass die Säure mit Ausnahme ganz starker Lösungen, körnige Gerinnungen weder innerhalb noch ausserhalb der Elementartheile der Retina erzeugt.

Auch an ungeöffnet eingelegten Augen macht sich die Wirkung der Ueberosmiumsäure auf die Retina geltend, um so schneller je dünner die Sclerotica ist. Augen von Schaaf oder Kalb zeigen ungeöffnet in 1procentige Lösung gebracht bereits nach einigen Stunden eine schwarze Färbung der Retina und erhärtete Elementartheile derselben, so dass sie jetzt der Einwirkung von Wasser widerstehen.

Der Gebrauch der Ueberosmiumsäure ist nicht ohne Gefahr für die Gesundheit. Beim Abwägen der trocknen Säure ebenso wie bei der Benutzung der Lösungen hat man sich sorgfältig vor ihren Ausdünstungen zu schützen, welche Conjunctivitis, Schnupfen und Kehlkopfcatarrh erzeugen. Vielleicht liesse sich die Ueberosmium-

säure durch eine der minder flüchtigen Säuren anderer verwandter Metalle ersetzen.

Indem ich der merkwürdigen Wirkungen der Ueberosmiumsäure gedenke, kann ich nicht umhin, im Namen der mikroskopirenden Anatomen wiederholt Dank zu sagen meinem verehrten Lehrer und Freunde dem Professor der Chemie Franz Schulze in Rostock, welcher mich zuerst darauf hinwies, dass thierische Gewebe in verschiedenem Grade reducirend auf die Lösungen der gedachten Säure wirken [1]). Auch verfehle ich nicht der Kaiserlich russischen Akademie der Wissenschaften zu Petersburg öffentlich meinen Dank abzustatten, dass mir dieselbe aus ihrem Laboratorium einen nicht unbeträchtlichen Vorrath des werthvollen Osmiumpräparates zur Disposition stellte.

Von grossem Werthe, wie bei allen Untersuchungen zarter Gewebe im frischen Zustande so auch bei der Retina, ist das von mir eingeführte Jodserum [2]). Nicht nur dass grössere Quantitäten desselben bei Zergliederungen der Augäpfel unentbehrlich sind, wenn es sich um eine möglichst schonende Ablösung der unveränderten Retina und Uebertragung einzelner Stücke derselben auf den Objectträger handelt; auch die Maceration der Gewebebestandtheile der Netzhaut behufs ihrer Isolirung gelingt im Jodserum vortrefflich. Am wenigsten gut erhalten sich in dieser Flüssigkeit die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen. Was die Herstellung des Jodserum betrifft, so benutze ich dazu klares Amnioswasser von Wiederkäuer-Embryonen, dem ich wiederholt soviel concentrirte Jodtinctur zusetze, dass die Farbe sich stets ein wenig jodgelb erhält. Sie blasst auch bei gutem Abschluss gegen die Luft namentlich in der ersten Zeit immer schnell ab, so dass ein wiederholter Zusatz von Jod nothwendig ist, wenn der Zersetzung vorgebeugt werden soll. Ich pflege auch wohl nach dem ersten Zusatz von Jodtinctur einige Krystalle von Jod in die Flüssigkeit zu werfen, die sich bei wiederholtem Umschütteln allmählig auflösen. Oder endlich ich verdünne eine concentrirte Auflösung von Jod in Amnioswasser, welche eine tief braune Farbe besitzt, mit frischem Amnioswasser, wodurch jeder Zusatz von Alcohol vermieden wird.

---

1) Vergl. meinen Aufsatz über die Leuchtorgane von Lampyris in diesem Archiv Bd. I. p. 132.

2) Virchow's Archiv Bd. p. XX, p. 263.

Beiläufig will ich hier erwähnen, dass ich auch mit Brom Versuche angestellt habe Eiweisslösungen, namentlich Amnioswasser, zu conserviren. Die erste Wirkung des Zusatzes einiger Tropfen Broms zu einer grösseren Quantität gelblichen Amnioswassers ist die Entfärbung desselben. Es wird gebleicht und farblos wie Wasser. Niederschläge bilden sich nicht, bei fortgesetztem Bromzusatz tritt natürlich wieder gelbliche Färbung auf. Die zum Bleichen hinreichende Menge ist mehr wie ausreichend, das Amnioswasser dauernd und ohne erneuten Zusatz, und ohne dass luftdichter Verschluss nothwendig wäre auf Jahre hin vor jeder Veränderung zu bewahren. Es grenzt an das Unglaubliche, dass solches Amnioswasser, welches nach längerem Stehen an der Luft jede Spur von Brom-Geruch verloren hatte, monatelang in einer weithalsigen Flasche offen stehen konnte, nur durch eine übergestülpte, oft gelüftete Glasglocke gegen Staub geschützt, ohne die geringsten Spuren von Zersetzung zu zeigen. Jedenfalls genügen also die nicht flüchtigen Bromverbindungen einer solchen Mischung, um jede Infusorien- oder Pilzbildung zu verhindern. Ein solches Serum ist aber in seiner Einwirkung auf lebendige thierische Gewebe sehr verschieden vom Jodserum. Das Bromserum tödtet Zellen schnell ab, verändert ihre Gestalt und vermittelt Lösungserscheinungen, welche es als conservirende Flüssigkeit par excellence, wie sie das Jodserum ist, nicht gelten lassen können. Fibrilläres Bindegewebe quillt im Bromserum auf wie in sehr verdünnter Essigsäure. Die antiseptische Wirkung minimaler Mengen von Brom, wie sie sich aus meinen Versuchen ergiebt, dürfte in mannigfacher Beziehung von grossem Werthe sein, für den Chemiker, wenn es sich um Conservirung gewisser leicht zersetzbarer organischer Flüssigkeiten handelt, die durch das Brom selbst nicht unbrauchbar werden, für den Arzt, wenn er gegen gangränöse und verwandte Processe zu Felde zu ziehen hat. In letzterer Beziehung citire ich hier eine mir (wenn ich nicht irre in Schmidt's Jahrbüchern) vor Kurzem zu Gesicht gekommene Notiz, nach welcher Dr. Fuckel in Schmalkalden die specifische Wirkung des Brom in Lösung (6 Gr. mit 24 Gr. Bromkalium in ℥j Wasser) zum Bepinseln bei dem sonst unaufhaltsam um sich greifenden Noma rühmt.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I. Vergrösserung, wenn nicht besonders angegeben 1—500 mal.

Fig. 1. Auge vom Hühnchen in situ, 40. Stunde der Bebrütung, optischer Querschnitt; a äusseres, i inneres Blatt der primären Augenblase; l Linse. Vergr. 180.

» 2. Auge vom Hühnchen in situ, 60. Stunde, optischer Querschnitt; a äusseres, i inneres Blatt der primären Augenblase; s. a. secundäre Augenblase: l Linse; xx Grenzlinien der embryonalen Augenspalte. Vergr. 180.

» 3. Dasselbe 80. Stunde der Bebrütung oder Anfang des 4. Tages. Die Pigmententwickelung in dem äusseren Blatt der primären Augenblase beginnt ungefähr um diese Zeit Vergr. 180.

» 4. Querschnitt durch die beiden Blätter der primären Augenblase von dem Auge Fig. 2. Vergr. 500. a äusseres, i inneres Blatt.

» 5. Querschnitt derselben Theile von dem Auge Fig. 3.

» 6. Querschnitt derselben Theile von dem Auge Fig. 7 vom Anfang des 5. Tages.

» 7. Aeussere Ansicht des Auges in situ von einem 100 Stunden bebrüteten Hühnchen. Die Pigmententwickelung in dem äusseren Blatte der primären Augenblase hat begonnen. Die embryonale Augenspalte (s) ist bis auf eine schmale Raphe geschlossen; l Linse Vergr. 180.

» 8. Querschnitt der beiden Blätter der primären Augenblase vom 6. Tag.

» 9. Flächenansicht des pigmentirten äusseren Blattes, von demselben Auge.

» 10. Aeussere Fläche des inneren Blattes der primären Augenblase (membrana limitans externa) vom Hühnchen am Anfang des 8. Tages der Bebrütung, frisch in humor vitreus; a Rand, b Fläche.

» 11. Querschnitt der Retina vom 8. Tage, von der m. limitans externa (l. e) bis zur m. limitans interna (l. i). Von einem in 2 % Lösung v. Kali bichrom. erhärteten Auge. Die Schichtung ist noch nicht deutlich ausgeprägt, die äussere Körnerschicht ist als eine etwas undurchsichtige Partie angedeutet, die Ganglienzellen sind als grössere Zellen erkennbar, ebenso ist die Nervenfaserschicht unverkennbar.

» 12. Aeussere Fläche der membrana limitans externa frisch in humor vitreus, a Rand, b Fläche. Vom Anfang des 9. Tages, vom Hintergrunde des Auges genommen, wie auch in den folgenden Figuren.

» 13. Dasselbe vom Ende des 9. Tages. Die Fläche zeigt hier zum ersten Male halbkuglige Hervorragungen, grössere und kleinere wie hervorsprossende Zapfen und Stäbchen.

» 14. Dasselbe vom Anfang des 10. Tages, die grösseren Elemente eben hervorsprossend, von den kleineren weniger zu sehen als in der vor. Figur.

Fig. 15. Durchschnitt durch die Retina desselben Hühnchen wie Fig. 14 vom Anfang des 10. Tages, nach vorgängiger Erhärtung des Auges in 2 % Lösung v. Kali bichrom. Die äussere Körnerschicht ist bereits scharf von der inneren geschieden. Die inneren Schichten sind nicht mit abgebildet: l. e. limitans externa: z. k. Zwischenkörnerschicht.

» 16. Aeussere Fläche der Zapfen- und Stäbchenschicht von der Retina eines 11 Tage bebrüteten Hühnchens. Die grösseren Elemente sind in auffallender Regelmässigkeit angelegt, die kleineren kaum wahrzunehmen a Rand, b Fläche.

» 17. Dasselbe vom 13. Tage, dem vorigen sehr ähnlich.

» 18. Durchschnitt durch die Retina vom 13. Tage. Alle Schichten sind wohlentwickelt zu erkennen, auf der m. limitans externa (l. e.) nur die grösseren Elemente; l. i. limitans int.

» 19. Rand (a) und Fläche (b) der m. limitans ext. von der Retina des 14 Tage bebrüteten Hühnchens. Von der Fläche gesehn treten zwischen dem grösseren (Stäbchen) die kleineren (Zapfen) im natürlichen Querschnitt als kleine runde Kreise deutlich hervor.

» 20. Pigmentzellen desselben Auges.

» 21. Zapfen- und Stäbchenschicht der Retina vom 15—16. Tage der Bebrütung frisch in humor vitreus. Hintergrund des Auges. Die Gegend der ora serrata bleibt constant ein wenig in der Entwickelung zurück.

» 22. Dasselbe vom 17. Tage.

Taf. II. Vergrösserung 4—500 Mal.

» 1. Zapfen und Stäbchenschicht der Retina vom Hühnchen am 17.—18. Tage der Bebrütung. In den kleineren Elementen haben sich winzige glänzende Kugeln gebildet, welche, wie die Profilansicht Fig. 1 a zeigt, an der Spitze der jetzt bereits ziemlich langen conischen Hervorragungen ihren Sitz haben. Auch in den grösseren Elementen scheinen ähnliche glänzende Kügelchen vorhanden, welche in einem wie durch eine Querlinie abgeschnürten vorderen, körnchenlosen Theil liegen. Bei der Seitenansicht, Fig. 1 a, ist dies Verhältniss deutlich zu sehen, bei der Ansicht von oben kommt eine Andeutung davon zum Vorschein, wenn die Elemente sich ein wenig schief gelagert haben. Es ist auch möglich, dass einige dieser glänzenden Körperchen der Entwickelung der äusseren Glieder der Stäbchen angehören. In der Nähe der ora serrata fehlen die glänzenden Körnchen noch.

» 2. Dieselbe Ansicht am 18.—19. Tage der Bebrütung. Ein Theil der glänzenden Kügelchen in den kleineren Elementen (Zapfen) hat eine intensiv rothe Farbe angenommen. Die Profilansicht ist ganz wie 1a.

» 3. 19. Tag. Zwischen den in regelmässigen Abständen entwickelten

rothen Kügelchen haben sich andere in zwischenliegenden Zapfen gelb gefärbt. Die grösseren Elemente bleiben alle farblos. Was in ihnen anfänglich wie ein glänzender Fetttropfen erschien, hat sich vergrössert und wird zum glänzenden äusseren Theil des Stäbchens. Eine Profilansicht der Zapfen zeigt Fig. 3 a. An der ora serrata sind die glänzenden Kügelchen noch ungefärbt.

Fig. 4. Vom 20.—21. Tage. Die Zahl der gelben Kugeln hat sich noch vermehrt, ihre Grösse, so wie die der rothen, deren Zahl nicht zugenommen hat, ist ansehnlicher, die Farbe intensiver. Die grösseren farblosen Elemente zwischen ihnen sind wesentlich unverändert; Fig. 4 a Zapfen im Profil.

» 5. Dasselbe einen Tag nach dem Auskriechen des Hühnchens aus dem Ei. Der Durchmesser der farbigen Kugeln in den Zapfen hat noch zugenommen, einzelne Zapfen haben noch ungefärbte Kugeln, die farblosen Stäbchen zeichnen sich immer noch durch ihre Grösse zwischen den Zapfen aus. Auch um diese Zeit findet man an der ora serrata noch ganz ungefärbte Stellen (Fig. 5 a). Die schwarzen Pigmentepithelzellen haften wie schon vom 18. Tage an sehr fest auf der Stäbchen- und Zapfenschicht, so dass immer nur zufällig einzelne Stellen der Retina frei abgelöst erhalten werden. Verschiedene Sorten Hühner scheinen in dieser Beziehung Variationen darzubieten.

» 6 a, b, c. Flächenansichten der Stäbchen und Zapfen von verschiedenen Stellen der Retina mehrerer junger aber beinahe ausgewachsener Hühner. Die rothen Elemente stehen überall in ziemlich gleichmässigen Entfernungen, ihre Zahl und Grösse ist keinen bemerkenswerthen Variationen unterworfen. Die gelben, sowohl heller als dunkler gelbe, überwiegen bedeutend an Zahl. Zwischen ihnen stehen farblose Elemente, Stäbchen, entweder in ziemlich regelmässigen Entfernungen wie in 6 a, oder unregelmässiger wie in 6 b; 6 c ist dem Hintergrunde des Auges entnommen, wo die farblosen Elemente am meisten zurücktreten, sowohl an Zahl als namentlich an Grösse.

» 7 a, b, c. Flächenansichten verschiedener Stellen der Retina von der Taube, die ersten beiden ohne, die letztere mit dem Pigment. 7a vom Hintergrunde des Auges und der vom Pecten abgewandten Hälfte, wo die Retina durch röthliche Farbe von den übrigen, hellgelben Partieen ausgezeichnet ist. Die farblosen grösseren Kreise gehören den Stäbchen an, dazwischen die rothen und gelben Zapfen. Letztere sind kleiner und dunkler orange gelb als an den übrigen Theilen der Retina, welche ein Ansehn wie Fig 7b bieten. Hier ist auch die Zahl der Stäbchen grösser. Orange gelbe Elemente sind nur sparsam zwischen strohgelben zerstreut. Fig. 7c ist eine Flächenansicht der noch mit dem Pigment bedeckten Retina. Die

hellen Stellen sind die Stäbchen, welche durch die dicken Pigmentzellen hindurchragen, von den Zapfen sieht man die gefärbten Kugeln hindurchschimmern. 7 d Seitenansicht von 4 Zapfen und einem Stäbchen aus dem röthlichen Theil der Retina. Die Zapfen mit den rothen Kugeln enthalten hier noch ein diffuses röthliches Pigment, ähnlich wie es sich in den gelben Zapfen der Retina von Lacerta viridis (Fig. 11) wiederholt.

Fig. 8 1 und 2 Krähe, Corvus corone. Flächenansichten der Stäbchen und Zapfen, 1 von der Gegend des Aequator, 2 von der Fovea centralis, beide mit dem Pigment. An der fovea sind die hellen Stellen, die Stäbchen, von viel geringerem Durchmesser und die Zapfen daher einander viel mehr genähert als am Aequator. In der Vertheilung der rothen Elemente bieten beide Zeichnungen keinen Unterschied dar.

» 9. Falco buteo. Vier Flächenansichten der Stäbchen und Zapfen mit dem Pigment.

a) Aus der Gegend des Aequator des Auges, mit grossen Stäbchen und rothen und gelben Zapfen;

b) von einer der beiden foveae centrales, an beiden finden sich nur gelbe Zapfen.

c) vom Rande der fovea, zwischen den gelben Zapfen stellen sich dünne Stäbchen ein. Rothe Elemente fehlen noch, die dann aber sehr bald hinzutreten;

d) der ora serrata entnommen. Die Zapfen haben einen viel ansehnlicheren Durchmesser, die Pigmentirung ist schwächer.

» 10. Retina einer jungen Eule, wahrscheinlich strix aluco; 10a Flächenansicht der Stäbchen, zwischen denen einzelne dunklere Flecke die Lage der Zapfen andeuten. Wegen der sehr bedeutenden Länge der Stäbchen, welche die Ursache ist, dass sie sehr leicht auseinander fallen und sich umlegen, bekommt man so reine Flächenansichten nur schwer zu sehen. Die starklichtbrechenden äusseren Stäbchenglieder lassen sich streckenweise leicht entfernen. Dann erhält man das Bild wie 10 b, wo die gelben Kugeln in den Zapfen hervortreten, die vorher durch die Länge und starke Lichtbrechung der Stäbchen verdeckt waren. Fig. 10e Seitenansicht der Stäbchen und Zapfen, der äusseren und eines Theiles der inneren Körnerschicht; f. a limitans externa, d Zwischenkörnerschicht.

» 11 Strix noctua, a und b Flächenansichten der Chorioidealseite der Retina. Das Pigment löst sich sehr leicht, so dass es nicht in situ zu erhalten ist. Gefärbte Elemente sind an Präparaten, an denen die ausserordentlich langen Stäbchen in natürlicher Stellung erhalten wurden, nicht zu bemerken. Wie in Fig. 11 a liegen die Stäbchen etwa wie in der Retina der Fledermaus ohne Unterbrechung durch Zapfen dicht aneinander, oder sie fallen zu Bündeln gruppirt

ein wenig auseinander, so dass tief klaffende Spalten zwischen ihnen auftreten (Fig. 11b). Bei der enormen Länge der Stäbchen und ihrem eigenthümlichen Glanz, welcher der Retina schon für die Betrachtung mit blossem Auge einen Atlasschimmer und eine blass röthliche Färbung giebt, kann man durch die Stäbchen hindurch von den übrigen Schichten der Retina kaum etwas bemerken.

Legt man die Stäbchen um und comprimirt das Präparat ein wenig, so kommen einige Zapfen mit blassgelben Pigmentkugeln zum Vorschein. Fig. 11c. Ob die Zapfenstäbchen derselben bis zum Niveau der Stäbchenenden reichen ist zweifelhaft, die Betrachtung von der Fläche lässt, wie angeführt, nichts von Zapfen erkennen. In der ora serrata sind die Kugeln in den Zapfen nicht mehr gelb, sondern farblos. Fig. 11c nach einem Präparat, welches $1/2$ Stunde in einer $1/4$ % Lösung von Ueberosmiumsäure gelegen hat. a limitans externa, b Stäbchen, c Zapfen, d Zwischenkörnerschicht, e Müller'sche Faser, f innere Körner, g molekuläre Schicht.

Fig. 12. Flächenansicht der Zapfen der Retina von Lacerta viridis. 12a die Zapfen von der Seite gesehen.

Taf. III.

Zapfen und Stäbchen mit ihren Fasern bis zur Zwischenkörnerschicht vom Menschen. Alle Figuren mit Ausnahme der 8. sind bei 500facher Vergrösserung gezeichnet, Fig. 1—8 nach Präparaten, welche einem 24 Stunden in Ueberosmiumsäurelösung (1 : 700) macerirten Retinastücke entnommen wurden von einem frischen gesunden Auge, Fig. 9—12 von einem in Müller'scher Flüssigkeit erhärteten Auge mit Atrophie des Optikus. a a bedeutet überall die membrana limitans externa, b die Stäbchen, c die Zapfen, b' das Stäbchenkorn innerkalb der äusseren Körnerschicht, c' das Zapfenkorn, d die Zwischenkörnerschicht. Die Aussenglieder der Zapfen sind an den von in Ueberosmiumsäure präparirten Theilen herrührenden Abbildungen unvollständig, weil geschrumpft. Die Aussenglieder der Stäbchen sind gezeichnet wie sie im frischen Zustande aussehen.

Fig. 1. Von dem peripherischen Theil der Retina. Der Raum zwischen a und d ist durch die Stäbchen- und Zapfenkörner (letztere immer dicht an der limitans externa gelegen) vollständig ausgefüllt. Zu der Abbildung wurde eine Stelle gewählt, an welcher einzelne Stäbchenkörner ausgefallen sind, wodurch die von den übriggebliebenen ausgehenden Fasern auf ihre ganze Länge sichtbar geworden sind. Die Zapfenfasern enden mit einer kegelförmigen Anschwellung, welche sich an der oberen Grenze der Zwischenkörnerschicht in die feinen Fasern der letzteren auflöst, die Stäbchenfasern, mit exquisiten feinen Varikositäten besetzt, enden mit einer solchen

Varikosität, einer durch Aufquellen erweichten Stelle, ebenfalls an der Zwischenkörnerschicht.

Fig. 2. Die gleichen Elemente von einer im Umkreise der macula lutea gelegenen Stelle. Zapfen- und Stäbchenfasern sind bedeutend länger geworden, die betreffenden Körner sind aber in ihrer früheren Anordnung verblieben, so dass jetzt über der Zwischenkörnerschicht d ein körnerloser, nur radiärfaseriger Abschnitt der äusseren Körnerschicht entsteht, welcher eine noch weit ansehnlichere Höhe erreichen kann, als die Figur angibt. Es ist dies diejenige Stelle, von welcher H. Müller meinte, sie sei aus einer Verdickung der Zwischenkörnerschicht hervorgegangen, und welche Henle die äussere Faserschicht der Retina nennt.

» 3. Eine entsprechende Stelle der Retina, dem Rande des gelben Fleckes noch näher. In der inneren Abtheilung der äusseren Körnerschicht hat sich ein in der Richtung nach der ora serrata zu strebender schiefer Verlauf der Stäbchen- und namentlich der jetzt mit der Abnahme der Stäbchen endlich allein übrigbleibenden Zapfenfasern eingestellt. Sonst Alles wie vorhin.

» 4. Vom Rande der macula lutea, Der schiefe Verlauf der Stäbchen- und Zapfenfasern tritt noch ausgeprägter hervor.

» 5, 6 und 7 stellen Zapfen der macula lutea und der fovea centralis dar, alle bei a, an der limitans externa, mit den Zapfenfasern in Verbindung, welche nach Bildung der Zapfenkörner, z. Th. auch schon früher, von der radialen Richtung abweichen und die meridionalwärts schiefe einschlagen, dabei eine solche Länge erreichen, bevor sie an die Zwischenkörnerschicht gelangen, dass eine vollständige Isolirung derselben nicht ausführbar ist. Die Länge wird die der Fig. 4 vielleicht um das 6fache übersteigen. Die Aussenglieder der Zapfen sind, wie bereits oben bemerkt wurde, geschrumpft.

» 8a. ein Zapfen von einem peripherischen Theile der Retina nach Ueberosmiumsäure-Behandlung bei 1000maliger Vergrösserung. Das Aussenglied ist geschrumpft, das Innenglied, der Zapfenkörper, zeigt eine fein faserige Structur, etwa so wie die Substanz der centralen Ganglienzellen; diese hört scheinbar an der kernhaltigen Anschwellung des Zapfens unter der limitans externa auf, um jedoch in der Zapfenfaser wieder aufzutreten, wo sie mit der Zerfaserung am unteren, angeschwollenen Ende in Zusammenhang stehen dürfte. Fig. 8 b ist ein bei der gleichen Vergrösserung gezeichnetes Stäbchen, aber ohne Aussenglied: b' der kernhaltige Theil der Stäbchenfaser, das sogenannte Stäbchenkorn.

» 9—12 stellen Zapfen und Stäbchen von dem gelben Fleck und seiner Umgebung dar nach einem feinen, durch eine in Müller'scher Flüssigkeit erhärteten Retina gelegten, und dann mit Nadeln zerzupften Schnitte. Die Präparate sind abgebildet um zu beweisen,

dass sich, auch ohne dass die Stäbchen- und Zapfenfasern erhalten sind, doch die Stäbchen- und Zapfenkörner (b′ und c′) unterscheiden lassen, und dass die mit den dünnen Zapfen der fovea centralis (fig. 12) in Verbindung stehenden Körner den Zapfenkörnern der Peripherie gleichen. Bezüglich der Zapfenfasern zeigte sich das Präparat ganz ungenügend, was einmal der zur Isolirung derselben überhaupt ungeeigneten längeren Einwirkung der Müller'schen Flüssigkeit, anderentheils pathologischen Verhältnissen zuzuschreiben sein mag. Das betreffende Auge war wegen intercalarem Staphylom exstirpirt, und zeigte Atrophie der Optikusschicht und Ganglienzellen.

Taf. IV.

Die Tafel stellt wesentlich die Verschiedenheit der Elemente der äusseren Körnerschicht von Thieren dar zur Vergleichung mit den auf der vorigen Tafel vom Menschen gegebenen Abbildungen. Vergr. 4—500. Fast alle Figuren sind nach Ueberosmiumsäure-Präparaten gezeichnet, an welchen die Stäbchen- und Zapfenfasern sich isoliren liessen, während die Stäbchen und Zapfen selbst nicht immer in allen ihren Theilen erhalten waren. Diese sind denn auch oft unvollständig abgebildet, oder nach frischen Präparaten ergänzt. Die Buchstabenbezeichnung ist allgemein dieselbe, so dass a die limitans externa, b die Stäbchen, c die Zapfen, b′ die Stäbchenkörner, c′ die Zapfenkörner, d die Zwischenkörnerschicht, e die radialen Stützfasern, f die inneren Körner bedeutet.

Fig. 1 und 2 vom Rind.

» 3 und 4 vom Schaaf. An beiden ist die Ausstrahlung der radialen Stützfasern e e in der äusseren Körnerschicht gezeichnet. Von nervösen Fasern zeigt nur Fig. 3 zwei Zapfenfasern.

» 5. Einzelner Zapfen vom Schaaf mit Zapfenkorn und Zapfenfaser, aber ohne Aussenglied.

» 6 und 7 von Cyprinus barbus.

» 8 und 9 von Esox lucius. Hier gleichen die unteren Enden der Stäbchenfasern, abgesehen von ihrer geringeren Grösse, in auffallender Weise denen der Zapfenfasern. An beiden tritt nach längerer Einwirkung von Ueberosmiumsäure eine ziemlich intensiv dintenartige Färbung auf (Fig. 9).

» 10 und 11. Präparate der Stäbchen und Zapfenfasern von Perca fluviatilis mit sehr dünnen Lösungen von Chromsäure bereitet. In Fig. 11 c ein Zwillingszapfen, der mit zwei Zapfenfasern in Verbindung steht. Die Stäbchen sind nach frischen Präparaten vervollständigt, da sie in den Lösungen der Chromsäure schrumpfen. Die Trennung von Innen- und Aussenglied ist damals, als ich diese Zeichnungen fertigte, von mir nicht angegeben worden, besteht hier aber so gut wie bei den anderen Thieren.

Fig. 12. Theil der Retina der Taube nach Ueberosmiumsäure-Behandlung. Die drei mit b bezeichneten Stäbchen entbehren der im frischen Zustande gefärbten stark lichtbrechenden Kugeln, welche die Zapfen auszeichnen. Von Stäbchenkörnern sieht man nur eins am linken Rande der Figur, die anderen äusseren Körner gehören alle zu Zapfen. Ein Unterschied im Aussehen von Stäbchen- und Zapfenkörnern ist nicht zu bemerken.

» 13. Radiale Stützfasern aus der Retina des Huhnes durch Ueberosmiumsäure isolirt. Bei a Uebergang derselben in die limitans externa, über welche einige feine Fasern hinausragen, deren Bedeutung zweifelhaft geblieben ist. Es scheint, dass sie von den in der folgenden Figur abgebildeten feinen Ausläufern der Pigmentzellen herstammen.

» 14 und 15. Pigmentzellen der Retina der Taube (sogenanntes Chorioideal-Epithel). Der äussere Theil der Zellen ist wenig oder gar nicht pigmentirt, dann folgt der die äusseren Enden der Stäbchen und Zapfen umhüllende dunkel schwarze Theil. Aus diesem entwickelt sich nach innen, gegen die limitans externa zu eine grosse Zahl feiner, haarförmiger Fortsätze, welche wie ein Busch feinster Wimpern zwischen die Stäbchen und Zapfen hineinragen, und diese ganz umhüllen, und anfänglich noch pigmentirt, in ihren Enden vollkommen pigmentfrei sind.

» 16. Theil der Retina von Falco buteo. Ein Stäbchen und drei Zapfen, das Stäbchenkorn ist nicht erhalten. Unter der Zwischenkörnerschicht d, die inneren Körner mit schief durch diese Schicht ziehenden feinsten Nervenfaser in Verbindung, während die Stützfasern radial verlaufen. An einer anderen Stelle, deren Bild nicht mehr mit aufgenommen werden konnte, gelang es, die schiefen Fasern ganz zu isoliren, wobei ihr Zusammenhang mit den inneren Körnern und ihre fein variköse Beschaffenheit sehr deutlich nachgewiesen werden konnte. Ein inneres Korn verhielt sich zu der Faser wie ein Stäbchenkorn des Menschen zu der Stäbchenfaser.

» 17. Radiäre Stützfaser der Retina von Falco buteo mittelst Ueberosmiumsäure isolirt, in ihrer oberen Hälfte membranartig breit, mit einem ovalen Kern, am obereren Ende in die Zwischenkörnerschicht ausstrahlend, in der Mitte, an der Uebergangsstelle der breiten in die schmale Abtheilung, zum Theil in das feine Netz der molekulären Schicht aufgelöst, mit dem Rest bis zur limitans interna verlaufend.

» 18 und 19 Stäbchen und Zapfen vom Frosch mit ihren Körnern in der äusseren Körnerschicht. Auch hier ist wie bei den Vögeln ein Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfenkörnern nicht zur Beobachtung gekommen. Beiderlei Elemente lösen sich an der oberen Grenze der Zwischenkörnerschicht in ein feines Fasergewebe

auf, welche Stelle sich bei Behandlung mit Ueberosmiumsäure manchmal intensiv schwarz färbt.

Taf. V.

Fig. 1. Das Mosaik der Zapfen in der fovea centralis und deren Umgebung, also der Mitte der macula lutea, vom Menschen bei ungefähr 400maliger Vergrösserung dargestellt. Die Zeichnung stellt an der rechten Seite bei b b das Mosaik der Zapfenkörper dar, welche in Bogenlinien chagrinartig angeordnet als runde Kreise oder fast 6eckige Figuren einander berühren, während bei a die Zapfenspitzen, die Chorioidealenden der Aussenglieder, mit dargestellt sind, wie sie sich beim Heben des Tubus präsentiren, wenn die Zapfen genau senkrecht dem Beobachter zugekehrt stehen, was nach dem Abheben der Retina und dem Auslösen der Pigmentscheiden um die Zapfenspitzen selbst bei dem frischesten Präparat freilich nur selten über grössere Strecken der Fall ist Die Bogenstellung der Zapfen zu erläutern, welche sofort bei der ersten Betrachtung einer hinreichend frischen macula lutea in die Augen springt, ist bei c c nur die Construction gestochen, in welche die Contouren der Zapfenkörper einzutragen wären. Natürlich kann diese Regelmässigkeit der Bogenstellung nur soweit reichen, als die Zapfenkörper noch continuirlich an Querschnitt abnehmen. Sobald, wie am Rande der Fovea, in dieser Beziehung das Minimum erreicht ist und alle Zapfenkörper über die ganze Fläche der Fovea gleiche Dicke beibehalten, nimmt die Anordnung an Regelmässigkeit ab. Es bleibt aber die Bogenstellung streckenweis auch an der Fovea unverkennbar. Der betreffende Theil der Figur ist so gezeichnet, als wenn nach Art der auf Taf. IX dargestellten Flächenansichten verschiedener Vogelnetzhäute das Pigment beim Abheben der Retina von der Chorioides, wie das hier in der That öfter geschieht, sitzen geblieben wäre, und scheidenartig die sämmtlichen Chorioidealenden der Zapfenspitzen umhüllte, die natürlichen Enden derselben aber frei liesse, so dass diese durch die zwischen sie eingeschobenen Pigmentzellenfortsätze von einander geschieden bei Beleuchtung von Unten wie leuchtende Punkte auf schwarzem Grunde erscheinen müssen.

» 2. Ein kleiner Abschnitt des die Umgebung der macula lutea bildenden Mosaiks, bestehend aus Zapfen c, zwischen welche sich in einfacher Reihe Stäbchen b b eingefunden haben. Vergr. 500.

» 3. Ein kleiner Abschnitt des Mosaiks der Stäbchen und Zapfen aus den sogenannten peripherischen Theilen der Retina. Wenige Millimeter vom Centrum des gelben Fleckes entfernt beginnt dies Mosaik, indem es durch Zunahme der Stäbchen zwischen den Zapfen aus dem der Fig. 2 hervorgeht, und erhält sich dann unverändert bis zur ora serrata, wo plötzlich die Stäbchen seltener werden und die Zapfen in blasse,

unregelmässig kreisförmige, Epithelzellen ähnliche Gebilde übergehen. Diese Elemente stellt.

Fig. 4 dar, wo b ein Stäbchen, c einen veränderten Zapfen bedeutet. An den Zapfen sind keine Aussenglieder mehr zu sehen, und auch an den Stäbchen nimmt der Glanz ab, so dass es scheint, als wenn auch hier die Aussenglieder schwinden. Diese Veränderung ist auf einen sehr schmalen Saum beschränkt, indem sie den Uebergang zur pars ciliaris retinae einleitet. Vergr. wie die vorige 500.

Taf. VI.

Fig. 1. Schematische Zeichnung eines Durchschnittes durch die macula lutea und fovea centralis der menschlichen Retina bei etwa 110facher Vergrösserung; i Optikusschicht, h Ganglienzellen-, g molekuläre, f innere Körner-, a d äussere Körner-Schicht mit der äusseren, die Stäbchen- und Zapfenkörner bergenden, und der inneren rein faserigen Abtheilung, a limitans externa, b c Stäbchen und Zapfenschicht, p Pigment. Die Schichten von a bis i sind genau copirt nach einem Durchschnitt durch eine normale menschliche Netzhaut, an welcher aber durch die ersten Anfänge einer plica centralis, wie sie bekanntlich an der macula lutea sehr bald nach dem Tode aufzutreten pflegt, das Relief nach dem Glaskörper zu verändert war. Die Zeichnung, wie sie hier vorliegt, zeigt die macula lutea ohne plica, also wie sie sich im Leben verhält. Die Stäbchen- und Zapfenschicht war an dem betreffenden Präparat ebenfalls sehr gut erhalten, so dass die Zeichnung sich auch hier an das Präparat genau anschliesst, aber die Pigmentschicht war nicht mehr in Verbindung mit den percipirenden Elementen, sie ist also der Vollständigkeit wegen nach anderen Präparaten eingetragen. Unter diesen Umständen ist natürlich auch die Darstellung der Zapfen an der Fovea, so wie sie hier gegeben ist, von einem andern Präparate entnommen. Das erst erwähnte bot wie mehrere andere, an denen die Centralfalte bereits aufgetreten war, zwar noch die Möglichkeit, die ansehnlichere Länge der Zapfen der Fovea im Vergleich zu denen der Nachbarschaft zu erkennen, aber da die Verbindung mit dem Pigment fehlte, fehlte auch die Controlle für die wirkliche Länge der Zapfen im Leben. Diese ergab sich aber an dem in Fig. 2 abgebildeten Präparate. Dass ich aber die Gegend, in welcher die längeren Zapfen stehen, in Fig. 1 etwas ausgedehnter gezeichnet habe, als Fig. 2 zeigt, rührt davon her, dass ich nach dem, was mir andere Präparate lehrten, gerade was diese verschiedene Länge betrifft, manche individuelle Schwankungen anzunehmen mich für berechtigt halte.

» 2. Durchschnitt durch die macula lutea und fovea centralis von einem in Müller'scher Flüssigkeit erhärteten Auge, welches wegen Staphylom enucleirt wurde, bei 180facher Vergrösserung mit der camera

clara gezeichnet. Buchstaben wie vorhin. Die inneren Schichten der Retina sind nicht detaillirt, da in ihnen wie schon in der äusseren Körnerschicht eine bedeutende Atrophie Platz gegriffen hatte Die Zapfen sind vollkommen intact und in fester Verbindung mit dem Pigment geblieben, welches sie an ihrem Chorioidealende scheidenartig umhüllt.

Fig. 3. Durchschnitt durch die Mitte der macula lutea von einer in Müller'scher Flüssigkeit erhärteten Retina. Der Bulbus war wegen Atrophie des Sehnerven in Folge einer Geschwulst desselben in der Orbita enucleirt. Der Schnitt ist von Herrn Dr. Iwanoff gefertigt und wie das vorige Präparat in dessen Besitz. Die inneren Schichten der Retina sind atrophisch, d Zwischenkörnerschicht, l limitans interna. Die Zapfen sind vollkommen intact und scheiteln sich in der Mitte der Fovea nach rechts und links wie in dem von Henle im Handb. d. Anatomie Bd. II, p. 663 abgebildeten Schnitte.

Taf. VII. Vergrösserung 4—500.

Fig. 1. Stäbchen der Retina von Rana temporaria;
a) Chorioidealenden derselben in natürlicher Lage nach Entfernung des schwarzen Pigmentes;
b) dieselben bedeckt von dem an ihnen haftenden sogenannten Pigmentepithel, dessen Pigment nur zwischen den Stäbchen sitzt;
c) einzelnes Stäbchen frisch in Serum, um die feine Längsstreifung zu zeigen, welche dieselben constant zeigen, so lange noch keine Veränderungen durch die umgebende Flüssigkeit an ihnen eingetreten sind. Die Längsstreifung ist eine sehr scharfe, und von der starken Lichtbrechung der Stäbchensubstanz nicht abhängig.

» 2. Theil eines Querschnittes der Retina von Lacerta agilis nach einem Ueberosmiumsäure-Präparat. In den Zapfen (c) befindet sich ausser der im frischen Zustande gelben Fettkugel noch ein eigenthümlicher conischer stark lichtbrechender Körper an der Basis. a bedeutet hier wie an allen Querschnitten der Retina die m. limitans externa, d die Zwischenkörnerschicht, f die innere Körnerschicht.

» 3. Dasselbe von Anguis fragilis. c' eigenthümliche Form eines Zapfens, wie ich sie an dem Ueberosmiumsäure-Präparat häufig fand, gewissermassen ein Zwillingszapfen von dem die eine Hälfte die gelbe Fettkugel, die andere den stark lichtbrechenden Körper an der Basis enthält.

» 4. Retina von Vespertilio spec.; a. Mosaik der percipirenden Elemente frisch. Es fehlt jede Spur von Zapfen. b. Querschnitt nach Ueberosmiumsäure. Die Buchstabenbezeichnung wie bei allen Querschnitten der Retina, d. h. a limitans externa, b Stäbchen, b' Stäbchenkörner, d Zwischenkörnerschicht, f innere Körner-, g molekuläre Schicht, i Optikusfasern, l limitans interna.

Fig. 5. Mosaik der Stäbchen vom Meerschweinchen. Auch hier fehlen die Zapfen. Bei tiefer Einstellung etwa in der Höhe der Innenglieder der Stäbchen kommt im Centrum jeden Stäbchenkreises eine scharfe kuze Linie, ein etwas in die Länge gezogener schwarzer Punkt von räthselhafter Bedeutung zum Vorschein.

» 6. Querschnitt der Retina vom Igel. Buchstaben wie oben, e radiale Stützfasern.

» 7. Retina der Ratte (Mus decumanus); a Mosaik der Stäbchen mit einigen aber wenig regelmässigen Lücken, welche möglicher Weise Zapfen entsprechen. b Querschnitt, ausgezeichnet durch die enorm langen und sehr feinen Stäbchen und die sehr zahlreichen Stäbchenkörner. Buchstaben wie oben.

» 8. Retina vom Kaninchen; a Mosaik der Stäbchen mit ziemlich regelmässig vertheilten Lücken, welche wahrscheinlich Zapfen entsprechen, b Querschnitt nach einem Jodserum-Präparat, c Querschnitt nach einem Ueberosmiumsäure-Präparat. Buchstaben wie oben, e′ Kerne der radialen Stützfaser, h Ganglienzellen. Von Zapfen ist nichts zu sehen. Die Stäbchenkörner zeigen Querstreifung.

» 9. Retina der Katze; a. Mosaik der Stäbchen und Zapfen, b. Querschnitt, P Pigmentzellen aus der Gegend des Tapetum, daher ohne Pigment, mit langen haarförmigen Fortsätzen, welche zwischen die Stäbchen hineinreichen. b Stäbchen, c Zapfen, c′ Zapfenkörner; die übrigen Buchstaben wie oben.

» 10. Retina vom Hund; a Mosaik der Stäbchen und Zapfen, b Querschnitt. Buchstaben wie oben.

» 11. Mosaik der Stäbchen und Zapfen vom Schaaf.

Taf. VIII.

Schematische Zeichnungen der beiden verschiedenen Gewebeformen, welche die Retina der Wirbelthiere, speciell des Menschen zusammensetzen, bei ungefähr 500maliger Vergrösserung.

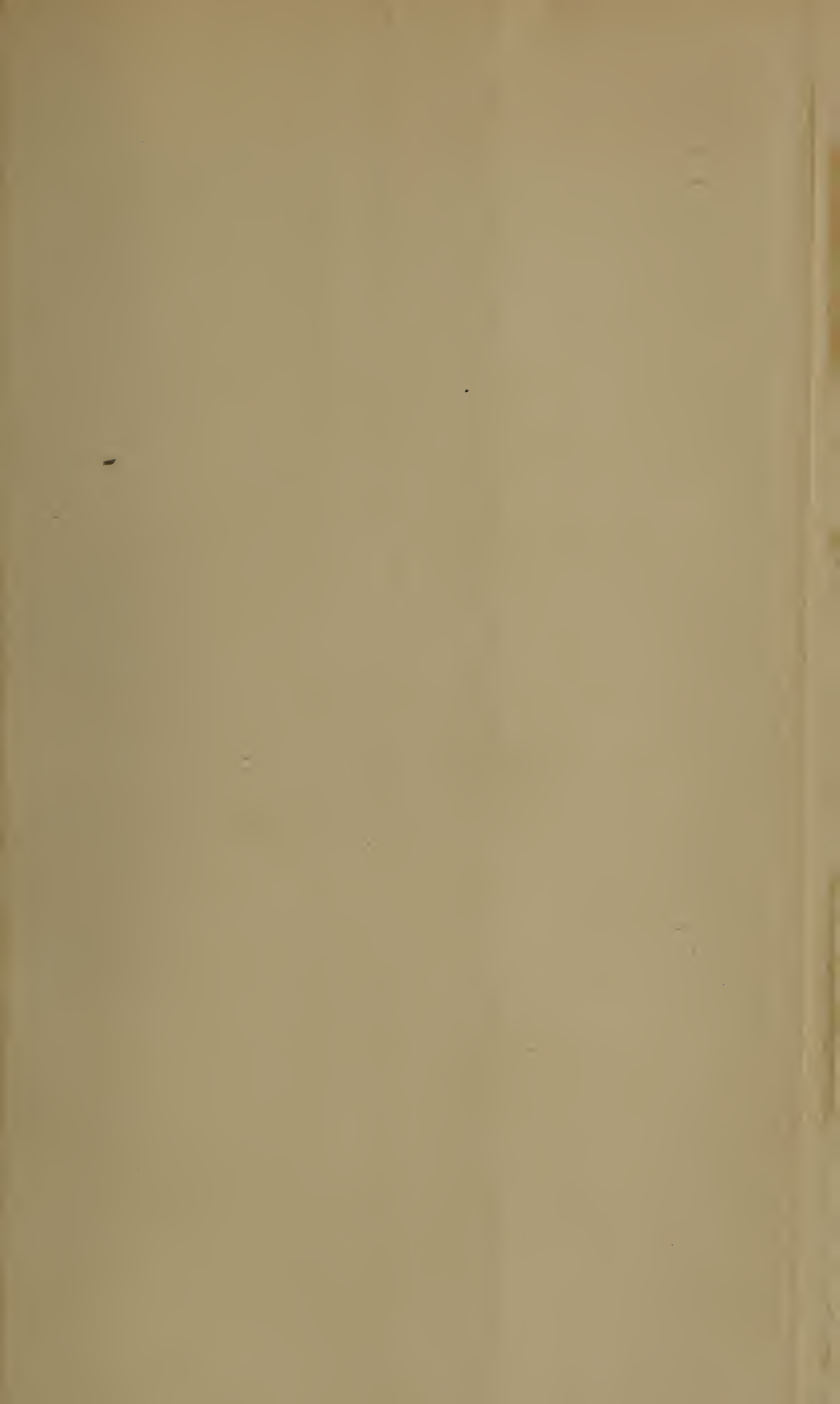
Fig. 1. Das Bindegewebe der Retina, aa die membrana limitans externa, ee die radialen Stützfasern mit ihren Kernen e′ e′, l l die m limitans interna. Gröbere und feinere membranöse und faserige Brücken verbinden die Stützfasern untereinander, namentlich innig in meridionalen Zügen, so dass eine Abspaltung blattartiger Querschnitte der Retina in der meridionalen Richtung leichter als in jeder anderen gelingt. Die feinsten Maschennetze sind die der Zwischenkörnerschicht d und der molekulären Schicht g.

» 2. Die nervösen Elementartheile der Retina, an der Peripherie beginnend mit den Stäbchen b und den Zapfen c, deren Aussenglieder aber in keiner Continuität, sondern nur in Contiguität mit den Innengliedern zu stehen scheinen. Es folgen die Elemente der äusseren Körnerschicht, die Stäbchen- und Zapfenfasern mit den entsprechen-

den Körnern, kernhaltigen Anschwellungen der Fasern b' und c'. In der Zwischenkörnerschicht d findet sich ein unentwirrbares Geflecht feinster nervöser Fädchen, aus dem sich dann nach innen die radialen Nervenfasern der inneren Körnerschicht entwickeln, wieder mit kernhaltigen Anschwellungen, von denen noch nicht feststeht, ob sie nicht (bei Säugethieren und den Menschen wenigstens) nach der einen oder anderen Richtung hin zu einer Vermehrung der Fasern beitragen. Wieder unterbricht ein Gewirr feinster Nervenfasern die rein radiale Richtung der nervösen Bahnen und bildet mit dem spongiösen Bindegewebe zusammen die der grauen Hirnsubstanz ähnliche molekuläre Schicht der Retina, in welche sich mittelst unendlich feiner Aeste von innen her die Fortsätze der Ganglienzellen h h einsenken, welche nach der Optikusschicht i i hin mit den Optikusfasern in Verbindung treten. Dabei muss nebenher die Möglichkeit in Erwägung gezogen werden, dass ein Theil der Optikusfasern, die zahllosen unmessbar feinen, welche neben den dickeren in der Optikusschicht der Retina vorhanden sind, ohne Vermittelung von Ganglienzellen, also direct in die molekuläre Schicht gelangt.

Nachtrag.

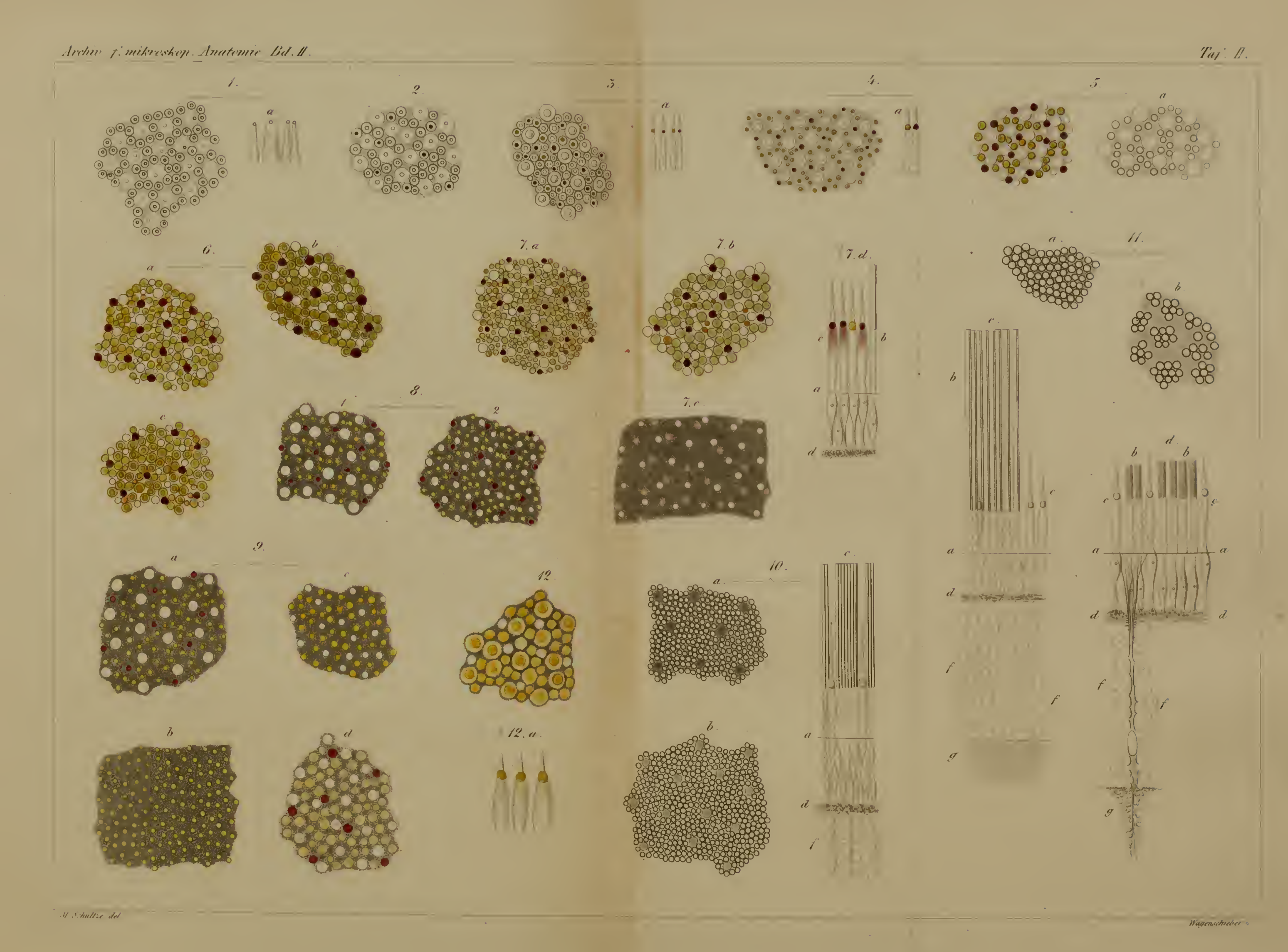
Durch einen Zufall bin ich erst nach dem Abdruck der vorhergehenden Bogen in den Besitz von Braun's „Notiz zur Anatomie und Bedeutung der Stäbchenschicht der Netzhaut" (in den Sitzber. d. Akad. d. Wiss. z. Wien 1860 vom 4. October, Bd. 42, p. 15) gelangt. Ich ersehe aus derselben, dass Braun das gleiche Verdienst wie Krause gebührt, auf die chemischen und physikalischen Unterschiede von Innen- und Aussengliedern der Stäbchen mit mehr Nachdruck aufmerksam gemacht zu haben, als ihre Vorgänger thaten. Braun kommt darin sogar die Priorität zu, denn seine Mittheilung datirt einige Monate früher als die von Krause. Zur Kenntniss der Verschiedenheit in der chemischen Zusammensetzung von Aussen- und Innenglied der Stäbchen liefert Braun den interessanten Nachweis, dass sich bei Carminimbibition erhärteter Netzhäute allein die Innenglieder und zwar sehr intensiv färben, während sich die Aussenglieder in scharfer Demarkationslinie absetzen. Diese Reaction bildet also gewissermassen das Gegenstück zu der Einwirkung der Ueberosmiumsäure, welche (besonders beim Frosch und bei Fischen) die Aussenglieder tief schwarz färbt, während die Innenglieder ungefärbt bleiben. Am Schlusse seiner Notiz spricht Braun die Vermuthung aus, dass diesen beiden Substanzen auch in Rücksicht auf ihre Function eine verschiedene Bedeutung beizumessen sei."

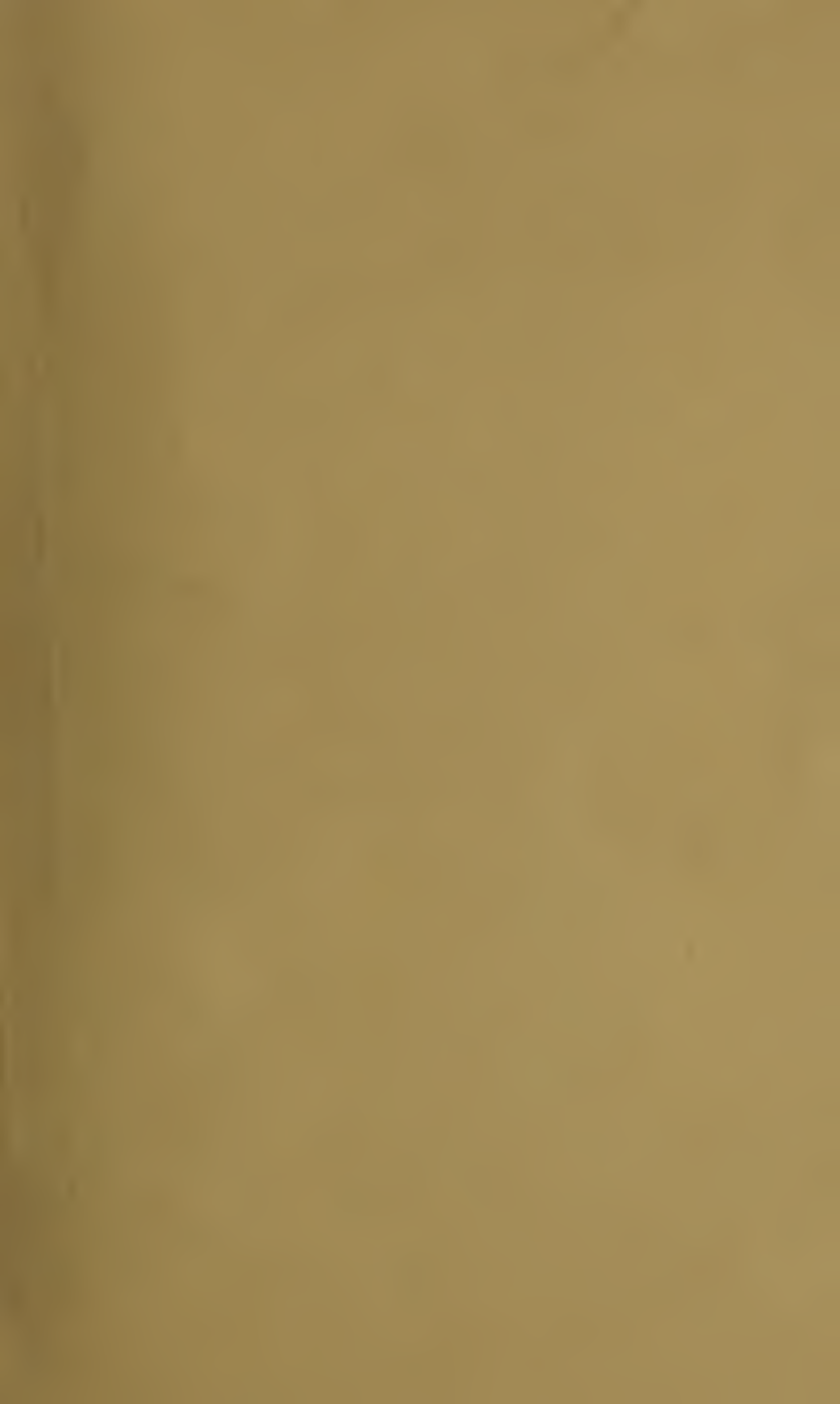


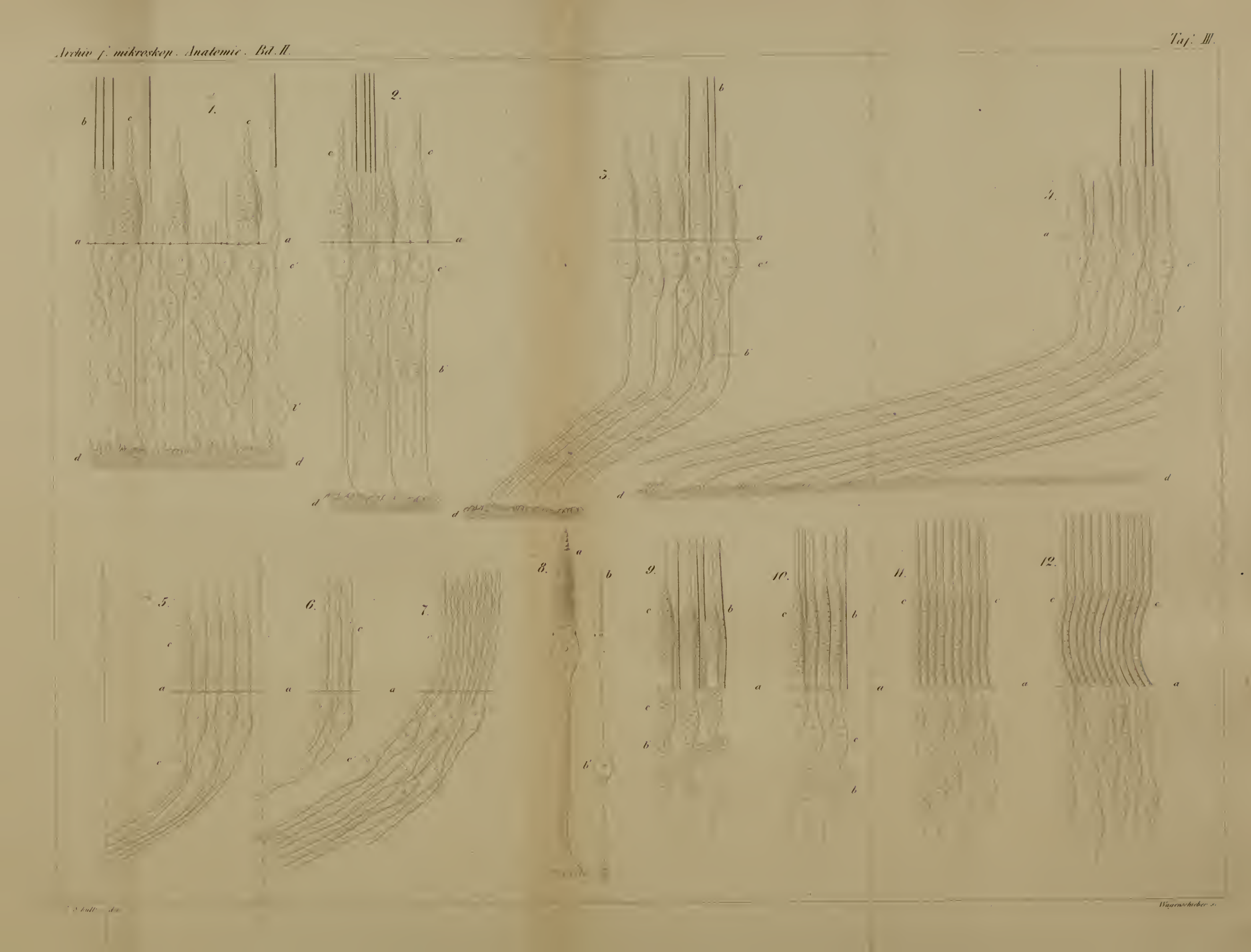
M. Schultze del.

Wagenschieber sc.

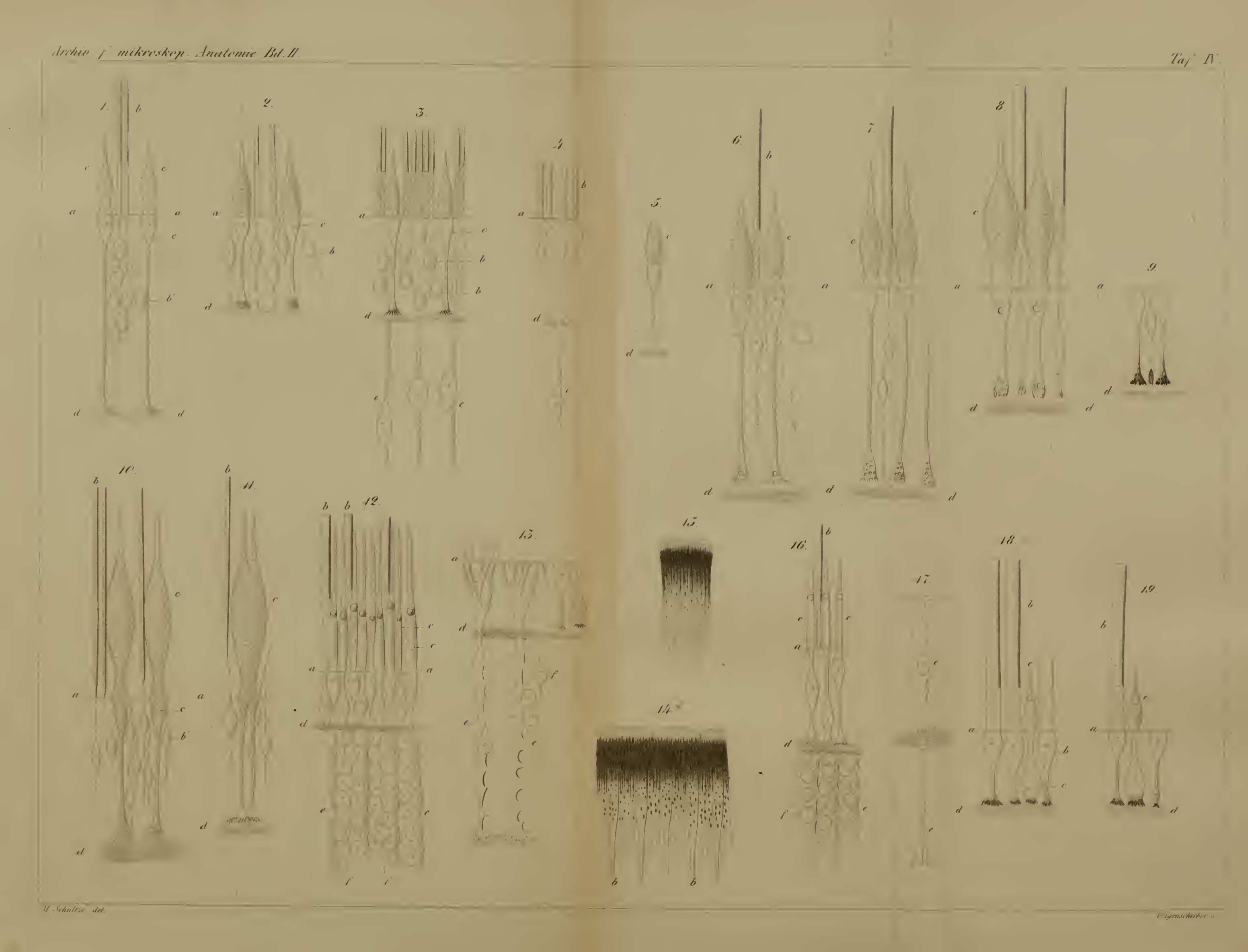



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7. a
7. b
7. c
7. d.
8.
9.
10.
11.
12.
12. a
M. Schultze del.
Wagenschieber




1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
a
b
b'
c
c'
d
Wagenschieber sc.





M. Schultze del.



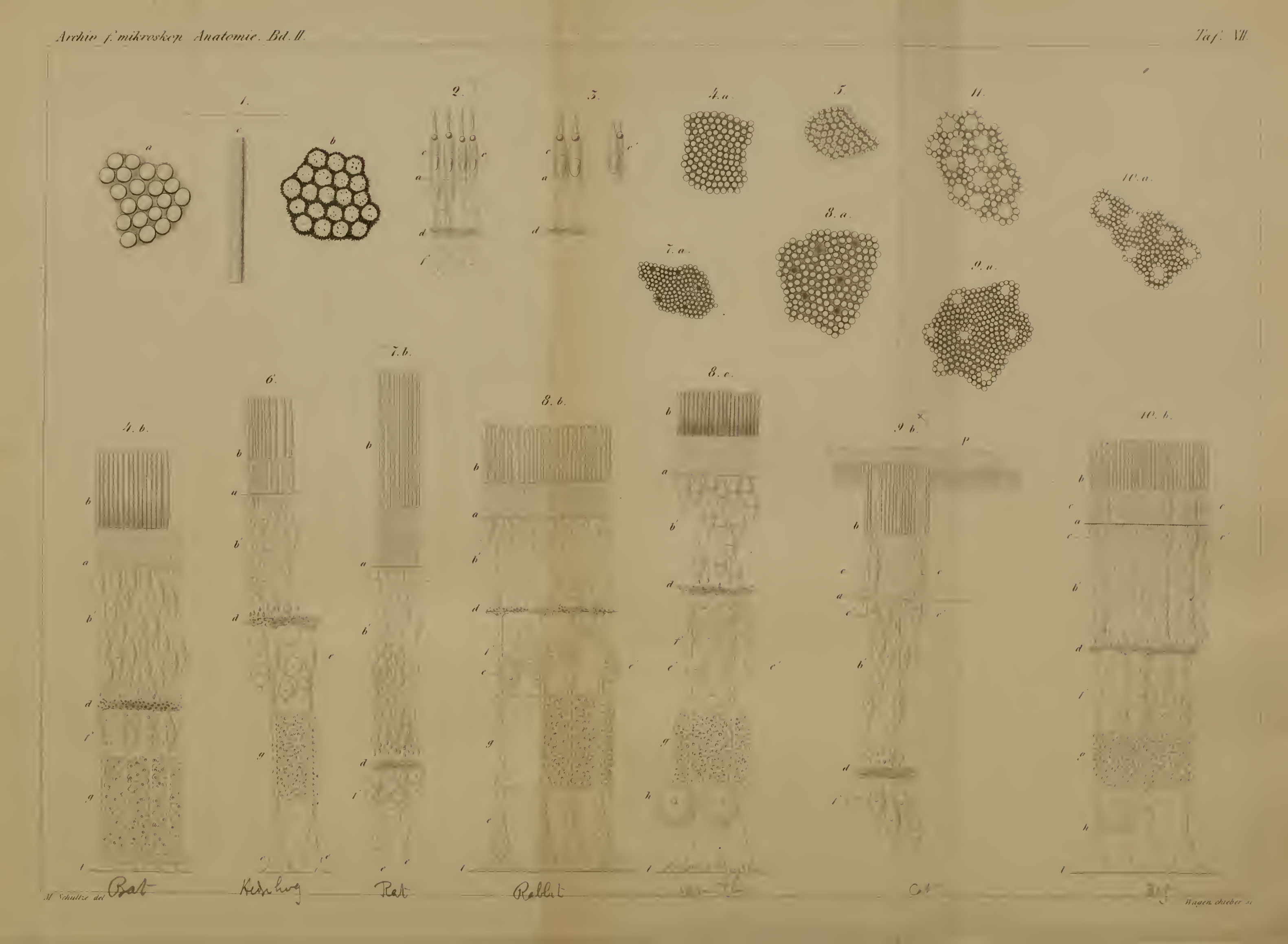
Wagenschieber sc.



M. Schultze del.

Wagenschieber




1.
2.
3.
4. a.
5.
11.
10. a.
7. a.
8. a.
9. a.
7. b.
6.
8. c.
8. b.
4. b.
9. b.
10. b.
Rat
Kedgehog
Rat
Rabbit
Cat
M. Schultze del.
Wagenschieber sc.



1.

2.

M. Schultze del. Wagenschieber sc.



